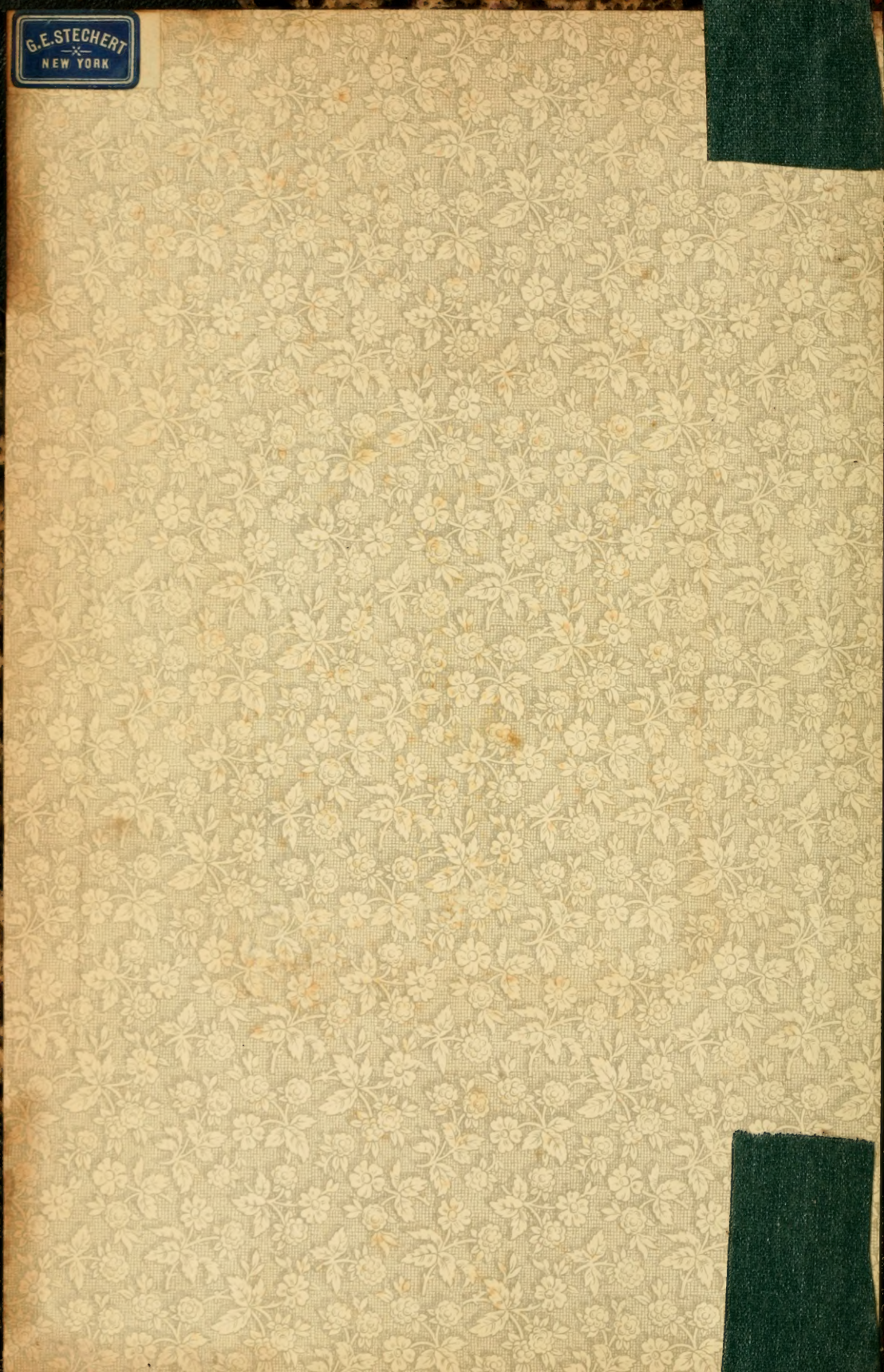




G.E. STECHERT
NEW YORK



MBL/WHOI



0 0301 0020265 1

22.50
bdy 75¢



DIE FUNCTIONEN
DES
CENTRALNERVENSYSTEMS
UND IHRE
PHYLOGENESE

VIERTE ABTHEILUNG (SCHLUSS)
REPTILIEN, RÜCKENMARKSREFLEXE,
VERMISCHTES

Abbildungen
aus dem xylographischen Atelier
von Friedrich Vieweg und Sohn
in Braunschweig

DIE FUNCTIONEN
DES
CENTRALNERVENSYSTEMS

UND IHRE
PHYLOGENESE

VON
PROF. DR. MED. J. STEINER

VIERTE ABTHEILUNG (SCHLUSS)
REPTILIEN, RÜCKENMARKSREFLEXE,
VERMISCHTES

MIT 10 EINGEDRUCKTEN ABBILDUNGEN UND
EINER TAFEL

BRAUNSCHWEIG
DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN
1900

Alle Rechte, namentlich dasjenige der Uebersetzung in fremde Sprachen,
vorbehalten

I N H A L T.

	Seite
Einleitung	1
Erstes Capitel: Das Centralnervensystem der grünen Eidechse . . .	3
§. 1. Anatomie des Gehirns	3
§. 2. Abtragung des Grosshirns	5
§. 3. Analyse der Versuche	7
§. 4. Abtragung des Zwischenhirns	9
§. 5. Abtragung des Mittelhirns	10
§. 6. Abtragung der Decke des Mittelhirns	10
§. 7. Abtragung des ganzen Mittelhirns	10
§. 8. Analyse der Versuche in den §§. 6 und 7	11
§. 9. Abtragung des Kleinhirns	13
§. 10. Abtragung des vorderen Theiles des Nackenmarkes	13
§. 11. Bemerkungen zu dem Vorausgehenden	14
§. 12. Beobachtungen am Rückenmark	14
§. 13. Analyse des Versuches	14
§. 14. Einseitige Abtragungen im Centralnervensystem	17
A. Grosshirn	17
B. Zwischenhirn	18
C. Mittelhirn	18
D. Kleinhirn	19
E. Nackenmark	19
Zweites Capitel: Ueber die Reflexbewegungen des Rückenmarkes .	20
§. 1. Fische	21
§. 2. Amphibien	24
§. 3. Eidechsen	27
§. 4. Schlussfolgerungen	27
§. 5. Vom Rückenmark der Säugethiere und der Vögel	31
Drittes Capitel: Zur Kritik und Abwehr	34
Viertes Capitel: Ohr und Gleichgewicht	48
Fünftes Capitel: Phylogenetische Betrachtungen und Schluss . . .	54

Einleitung.

Das Studium der Functionen des Centralnervensystems der Reptilien ist wohl deshalb bisher zurückgeblieben, weil Reptilien bei uns nur wenig zu haben sind.

Von den drei grossen Gruppen sind die Schlangen an und für sich schon zum Versuche wenig geeignet, da ihre geistigen Functionen keine erheblichen und ihre Bewegungen sehr monoton sind; ähnlich steht es mit den Schildkröten. Die Eidechsen sind im Gegentheil bei genügender Wärme ausserordentlich lebhaft und zeigen eine Fülle von Bewegungen, die der Beobachtung zahlreiche Angriffspunkte bieten. Aber unsere hiesigen Eidechsen, sowohl *Lacerta viridis*, wie *L. muralis*, pflegen keine ansehnliche Grösse zu erreichen und ihr Gehirn ist so winzig, dass man sie zu ersten Studien kaum mit Vortheil wird verwenden können.

Nach Verabredung mit meinem Freunde B. Grassi, seiner Zeit in Catania, hatte ich mich im April 1886 dorthin begeben, um an der grünen Eidechse Versuche über deren Centralnervensystem zu machen. Es handelt sich um eine prachtvoll smaragdgrüne Eidechse mit dunkelblauem Unterkiefer (*L. viridis*) von etwa 0,42 m Länge, die in der „Pianura di Catania“ zu Hause ist, welch letztere aber gleichzeitig Hauptherd der schweren Malariaformen ist. Abgesehen von dieser fragwürdigen Zugabe kann man Wochen und Monate in Catania verweilen, ohne auch nur eine einzige jener Eidechsen zu Gesicht zu bekommen, wenn man die Leute nicht kennt resp. ausfindig macht, welche den Fang dieser Eidechsen verstehen und betreiben.

So habe ich in den Monaten April und Mai gen. Jahres etwa 150 Eidechsen erhalten und bearbeitet. Das Resultat dieser Arbeit hatte ich in Kürze der Königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin mitgetheilt, in der sie am 24. Juni verlesen worden waren ¹⁾.

¹⁾ J. Steiner, Ueber das Centralnervensystem der grünen Eidechse, nebst weiteren Untersuchungen über das des Haifisches. Sitzungsberichte der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Vorgelegt von Herrn E. du Bois-Reymond am 24. Juni 1886. S. 539 bis 543.

Als Arbeitsstätte konnte ich die Räume des zoologischen Laboratoriums der Universität Catania benutzen, das zu jener Zeit der Leitung von Grassi unterstand, dem ich dafür, sowie für viele andere Gefälligkeiten stets Dank wissen werde.

Die Eidechsen wurden im Laboratorium in kleinen Käfigen gehalten, deren Wände aus einem dichten Drahtgitter bestanden. Solcher Käfige muss man eine Anzahl besitzen, weil die operirten Thiere nur in geringer Zahl, nach der Grösse meiner Käfige, etwa nur zu zweien zusammengesetzt wurden, damit sie sich nicht gegenseitig anstossen und belästigen, wodurch das Resultat leicht beeinträchtigt wird, wie ich dies früher beim Frosch schon besonders hervorgehoben habe.

Um die Eidechsen zu fassen, bediente ich mich einer gerade vorhandenen Metallzange mit langen Armen, mit der man das Thier am besten am Rumpf mit nicht zu starkem Drucke fasst und an den gewünschten Ort überträgt. Hier diente diesem Zwecke eine gewöhnliche Glasglocke, die auf einem Teller stand und die mit Aetherdämpfen erfüllt wurde, um das Thier leicht zu ätherisiren. Es hat sich nach kurzer Zeit dieses Verfahren sehr zweckmässig erwiesen, weil das Operiren das unbetäubte, sich heftig sträubende Thier viel mehr schädigte, als es das bisschen Aether thun konnte.

War die Betäubung eingetreten, was sehr rasch folgte, so konnte ohne jede Assistenz operirt werden: Mit einer kleinen Knochenzange wurde die Schädeldecke abgehoben, mit einem kleinen Schwämmchen etwaige leichte Blutungen gestillt und nunmehr der betreffende Hirntheil abgetragen. War die Operation beendet, so wurde die Schädeldecke in die Lücke wieder eingefügt, wo sie gewöhnlich hinreichend fest hielt. Die ganze Operation konnte in der Regel beendet werden, bevor der Aetherrausch vorüber war.

Das operirte Thier kam in seinen Käfig und wurde dort ungestört, wenigstens für 24 Stunden, sich selbst überlassen.

Die Abbildungen der Eidechsenhirne sind in natürlicher Grösse nach von mir angefertigten Präparaten ausgeführt und zwar stets in ihrer Lage im Schädel gedacht.

Die Tafel zeigt unsere Eidechse in halber natürlicher Grösse (aus Gründen des Formates) und in der Stellung mit erhobenem Kopfe und Schwanze, wie sie grosse Sprünge zu machen pflegt.



Erstes Capitel.

Das Centralnervensystem der grünen Eidechse (*L. viridis*).

§. 1.

Anatomie des Gehirns.

Wenn man das Gehirn der grünen Eidechse von oben her betrachtet, wie es in der Fig. 1 gezeichnet ist, so wird man finden, dass es grosse Aehnlichkeit mit jenem unserer Süsswasserfische hat, z. B. mit *Squalius cephalus*. Man vergleiche die entsprechende Figur aus

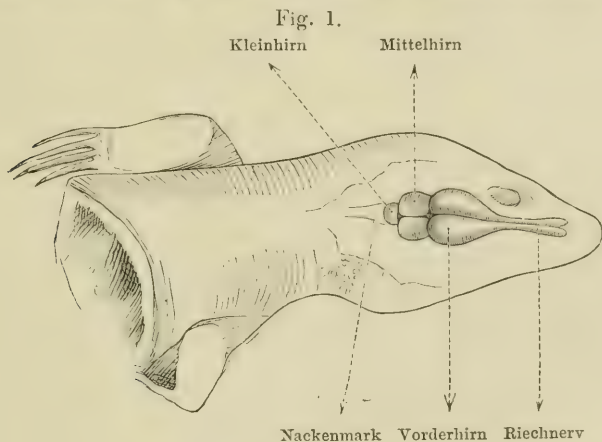
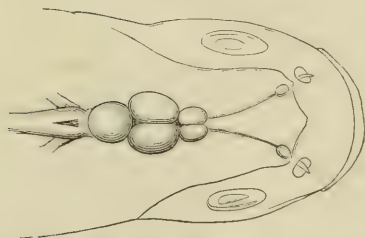


Fig. 2.

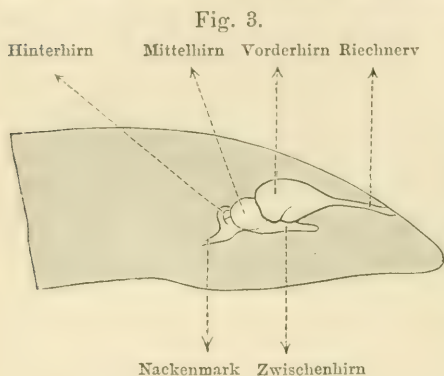


der Abtheilung „Fische“, S. 14, die ich hier daneben gesetzt habe, um zu sehen, dass dort ebenfalls nach einander vorhanden sind: Riechnerven, Grosshirn, Mittelhirn, Kleinhirn und Nachhirn. Indess

fällt doch schon auf, dass das Grosshirn erheblich grösser ist, als das Mittelhirn, welches bei den Fischen auffallend gross ist, und meist ist das Kleinhirn bei der Eidechse sehr klein, fast so klein, wie bei den Amphibien (Frosch), während dieser Hirntheil bei den Fischen gerade ausserordentlich entwickelt ist.

Wie gross in Wahrheit aber der Unterschied zwischen dem Gehirn der Eidechse und dem der niederen Thierclassen, den Amphibien und Fischen, sich darstellt, kann man erst sehen, wenn man das Gehirn im Profil oder in einem sagittalen Durchschnitt betrachtet. Ein

solcher Durchschnitt ist in Fig. 3 gezeichnet.



nicht mehr zu sehen bekommt, ähnlich wie bei den noch höher stehenden Gruppen, den Vögeln und Säugethieren; dass man diesen *Thalamus* bei der Eidechse nur zu sehen bekommt, wenn man das Grosshirn entfernt oder wenn man diese Profilansicht betrachtet.

Hiermit beginnt zugleich die Uebereinanderschlebung der einzelnen Hirnthteile, durch welche das Gehirn der höheren Vertebraten sich so sehr verwickelt.

Endlich sehen wir bei seitlicher Ansicht des Lacertengehirnes im Grosshirn einen kleinen Einschnitt, welcher lebhaft an die Fossa Sylvii der Säugethiere erinnert (freilich mit entgegengesetzter Richtung). Ob es sich in der That um den Vorläufer jener grossen Furche handelt, weiss ich nicht zu sagen.

Was die Bewegungen der Eidechse anbetrifft, so möchte ich hier daran erinnern, dass sie bei genügend hoher Temperatur nach dem Typus der Vierfüssler ausserordentlich rasch laufen, so dass es nur schwer gelingt, sie einzufangen. Weiter aber pflegen sie eine senkrechte Mauer rasch in die Höhe zu laufen und andererseits aus bedeutender Höhe herunter zu springen, wobei Kopf und Schwanz erhoben und nach der Mitte des Rückens zurückgebeugt werden.

Hat man eine Eidechse in der Gefangenschaft vor sich, so kann man in dem lebhaften Auge die Aufmerksamkeit sehen, die sie den

umgebenden Geschehnissen schenkt; bedroht man sie durch Geberden und Handbewegungen, so pflegt sie unter Augenzwinkern regelmässig zu entfliehen. Dies ist ein Verhältniss, wie man es bei dem höher stehenden Vogel regelmässig findet, während der niedriger stehende Frosch, selbst bei wärmerer Temperatur, noch recht träge ist und auf die einfachen Reize, welche seine Netzhaut treffen, aus seinem Phlegma nur schwer aufzurütteln ist. Beobachtungen in dieser Richtung fallen daher bei der Eidechse viel günstiger aus.

Man füttert die Eidechsen zweckmässig mit *Blatta orientalis*.

§. 2.

Abtragung des Grosshirns.

Wenn man die Decke des Schädels abträgt, so thut man gut, wie ich es bei den Fischen gethan habe, nach hinten die Verbindung nicht aufzuheben, sondern die Decke zu erheben und nach hinten überzuklappen, weil man so relativ bequem die Decke in den Schädel wieder einpflanzen kann. Man trifft zunächst auf eine feine Hirnhaut, welche vorsichtig abzulösen ist. Hierauf erfolgt die Abtragung des Vorderhirns, welche vorsichtig gemacht werden muss, weil unter demselben noch der Sehhügel liegt.

Ich habe die Vorderhirnabtragung am bequemsten mit demselben meisselförmigen Instrumente, aber kleineren Kalibers, ausgeführt, wie es Fig. 5, S. 17, der „Fische“ abgebildet ist: Das Instrument, welches an der hinteren Grenze des Vorderhirns senkrecht eingesetzt wird, wird sehr bald nach hinten gesenkt und zugleich nach vorwärts geschoben, wodurch der darunter liegende *Thalamus* verschont, während das Vorderhirn abgetragen wird und in der Rinne des Meissels liegen bleibt (vergl. Fig. 4).

Nachdem die Schädeldecke reponirt ist, überlässt man das Thier vollkommener Ruhe. Wenn Alles festsitzt, findet man am nächsten Tage das Thier in normaler

Fig. 4.

Haltung, ruhig und unbeweglich dasitzend, die Augen geschlossen, oder dieselben von Zeit zu Zeit öffnend. Reizt man es durch Berührung, so erhebt es sich lebhaft und macht ganz normale

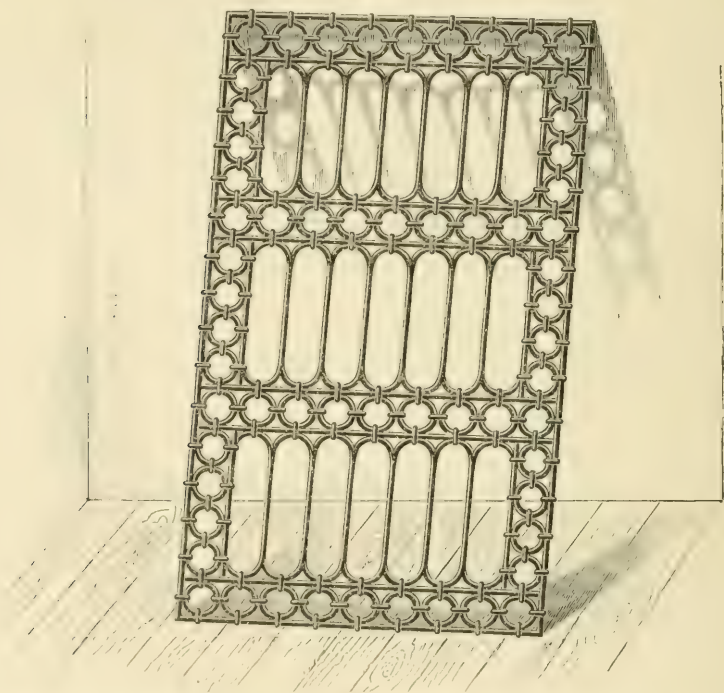


Ortsbewegungen, um indess bald wieder in seine Ruhe zu versinken. Wiederholt man die Anregungen, so beobachtet man, dass es furchtlos auf den Beobachter zuläuft und vor drohenden Geberden weder mit den Augenlidern zwinkert, noch entflieht; das lebhaftes Augenspiel des normalen Thieres ist verschwunden.

Setzt man dem in Bewegung versetzten Thiere Hindernisse in den Weg, z. B. senkrecht aufgestellte Brettchen, so läuft es nicht dagegen, sondern umgeht dieselben ohne Ausnahme.

Zu diesen und weiteren Versuchen war die in Fig. 5 abgebildete Vorrichtung recht nützlich: es ist dies ein grosses, etwa thürhohes Gitter von Metall, das auf der Terrasse gegen die Wand lehnt, wie man in der Figur deutlich sehen kann. Dasselbe ist so construirt, dass zwischen den Stäben am Fusstücke viele runde Oeffnungen bleiben. Wenn man das Thier nun gegen das Gitter laufen lässt, so

Fig. 5.



stösst es niemals gegen die Stäbe an, sondern läuft behende durch die Oeffnungen hindurch, gleichviel, ob man von der einen oder der anderen Seite ausgeht. Normale Thiere machen das genau ebenso.

Klebt man den operirten Thieren die Augen mit Fischleim zu, so verfehlen sie die Oeffnungen und stossen häufig genug gegen die Gitterstäbe an.

Das Gitter pflegte so aufgestellt zu werden, dass es zwar selbst im Schatten blieb, aber doch in der Nähe der Sonne. Eines Tages setzte ich drei grosshirnlose Eidechsen aus dem Schatten heraus in die Sonne: nach kurzer Zeit geriethen sie alle drei in Bewegung und

eine von ihnen lief gewandt auf das Gitter hin, dann an demselben in die Höhe und blieb dort stundenlang hängen, genau so, wie wir das öfter bei normalen Eidechsen zu sehen pflegen.

Aehnlich stieg eine andere grosshirnlose Eidechse, die sich in ihrem Käfig befand, an der Wand desselben in die Höhe und blieb dort stundenlang hängen. Durch welchen Reiz sie in Bewegung gerathen ist, war nicht nachzuweisen.

Weitere Exemplare ohne Grosshirn pflegten, wenn sie in die Sonne gesetzt wurden, in Bewegung zu gerathen, den Schatten aufzusuchen und dort wieder in Ruhe zu versinken.

Willkürliche Bewegungen, d. h. solche, welche unabhängig von nachweisbar äusseren Einflüssen ausgehen, haben wir nicht gesehen, ebensowenig wie eine spontane Nahrungsaufnahme erfolgte.

Der Vollständigkeit halber möchte ich hier den schon früher (Fische, S. 102) mitgetheilten Versuch wiederholen, dass Eidechsen, denen man die Decke des Grosshirns abträgt, sich verhalten, wie unversehrte Thiere, d. h. sie fliehen, wenn man sie fangen will oder wenn man sie bedroht; sie trinken, mit der Zunge leckend, begierig Wasser und verschlingen spontan grosse Exemplare von *Blatta orientalis*. Eines dieser Thiere ging sogar aggressiv auf mich los.

Wenn man den vorderen Theil des Grosshirns, etwa ein Drittel desselben, abträgt, so tritt keine Störung in den bisher beschriebenen Grosshirnfunctionen ein; jedenfalls wird aber das Geruchsvermögen aufgehoben, worüber indess eine Prüfung nicht ausführbar war.

Trägt man ebenso die hintere Partie des Grosshirns ab, so treten, wie vorauszusehen war, dieselben Störungen ein, wie nach totaler Abtragung.

Wenn man das Grosshirn nur einseitig abträgt, z. B. rechts, so bleibt die willkürliche Beweglichkeit des Thieres, soweit man sehen kann, völlig ungestört, aber auf Bedrohung reagirt es nur dann, wenn dieselbe von der rechten Seite her gegen das rechte Auge erfolgt; die Reaction bleibt völlig aus, wenn man auf das linke Auge zugeht: Das Gesichtsfeld des rechten Auges verhält sich demnach so wie das des normalen, jenes des linken Auges wie das des Thieres, dessen Grosshirn total entfernt worden ist.

§. 3.

Analyse der Versuche.

Die Eidechse ohne Grosshirn nimmt weder spontan Nahrung zu sich, noch macht sie willkürliche Bewegungen; es sind also diese beiden Functionen an das Grosshirn gebunden, ebenso wie wir es für den Frosch

gesehen haben¹⁾. Es scheint indess nicht das ganze Grosshirn von dieser Function erfüllt zu sein, es ist nur die Integrität der Basis nothwendig, da die Decke abgetragen werden kann, ohne dass jene Functionen schwinden. Endlich ist sogar, wie der Versuch lehrt, nur die hintere Abtheilung der Basis der Sitz dieser Functionen.

Weiter findet man, dass diese Thiere sehen, da sie Hindernissen ausweichen; dagegen fliehen sie nicht mehr auf Bedrohung, wie die unversehrten Thiere, d. h. sie sind für keinen Fall blind, aber doch nicht sehend im gewöhnlichen Sinne, da sie weder die Menschen noch deren Drohungen fürchten; Eindrücke, für welche sie die Erinnerung verloren haben dürften; sie erscheinen nach unserer heutigen Auffassung als seelenblind.

Obgleich wir beim Frosch schon dasselbe gesehen haben, so eignet sich gerade für diese Versuche die Eidechse bei ihrer grossen Lebhaftigkeit und leichten Reaction für die Geschehnisse in ihrer Umgebung, sehr viel besser, als der trägere Frosch.

Andererseits scheint die eine Grosshirnhälfte zu genügen, um die willkürliche Bewegungsfreiheit zu erhalten, d. h. eine Grosshirnhälfte scheint, wenn man so sagen darf, für das geistige Leben des Thieres auszureichen. Ob dieser Schluss ganz zutrifft, erscheint fraglich, wenn man sieht, welcher Defect im Gesichtsfelde der einen Seite auftritt, wenn die gleichnamige Grosshirnhälfte abgetragen worden ist. In diesem Falle functionirt gerade jede Seite ganz vollständig.

Ohne Möglichkeit, die Frage hier zum Austrag bringen zu können, wollte ich auf diese eventl. nur scheinbare Differenz aufmerksam machen. Schliesslich wird sehr viel davon abhängen, welche Ursachen man der willkürlichen Bewegung zu Grunde legen darf.

Dass mit der Abtragung des Grosshirns die Riechfunction vernichtet ist, folgt naturgemäss schon aus der damit verbundenen Zerstörung der Riechnerven, aber der Versuch mit Abtragung nur des vorderen Theiles des Grosshirns, womit allein schon die Zerstörung der Riechnerven verbunden ist, zeigt im Gegensatz zum Haifisch und in Uebereinstimmung mit dem Frosche die Erhaltung der Grosshirnfunctionen.

Wie sich das Gehör verhält nach Abtragung des Grosshirns, ist von mir nicht untersucht worden, weil mir hierzu die Zeit mangelte und andere Verhältnisse dringend einer Lösung bedurften; indess ist dies eine Aufgabe, welche bei den lebhaften Eidechsen wohl zu entscheiden wäre.

¹⁾ Mit den Einwänden, welche gegen jene Versuche gemacht worden sind, wollen wir uns an einer späteren Stelle eingehend beschäftigen.

Dagegen ist für die Empfindungen der Haut mit Sicherheit zu folgern, dass sie nach der Grosshirnabtragung ungestört sein müssen, da die Thiere ohne jede Störung, wie im normalen Zustande, nicht allein hurtig den Weg und eine Mauerkante entlang laufen, sondern auch das schräg stehende Gitter mit seinen zahlreichen Oeffnungen, d. h. Unterbrechungen der Unterlage, in die Höhe steigen. Dieser letzte Versuch darf dem Balancirversuche beim Frosche wohl an die Seite gestellt werden.

Wenn die grosshirnlosen Eidechsen, in die Sonne gebracht, in Bewegung gerathen und den Schatten aufsuchen, so dürfte dafür die Erklärung ausreichen, dass der Sonnenstrahl als Wärmereiz wirkt, dessen Wirkung aufhört, wenn die Thiere den Schatten wieder erreicht haben. In unserem Falle befand sich der Schatten ganz in der Nähe. Es wäre interessant, den Versuch so anzustellen, dass die Thiere gezwungen wären, in der Sonne zu bleiben, deren belebende Wirkung gerade für die Eidechse wohl bekannt ist.

Uebrigens besteht eine gewisse Analogie zwischen diesen Versuchen und jenen beim Frosche, der ohne Grosshirn so rasch als möglich dem Wasser zu entfliehen sucht.

§. 4.

Abtragung des Zwischenhirns.

Die Abtragung des Zwischenhirns kann, da es vom Grosshirn überlagert ist, nur mit diesem zusammen ausgeführt werden, was so geschieht, dass man das Messerchen an der hinteren Grenze des Grosshirns senkrecht bis auf die Basis des Schädels einführt. Wie aus Fig. 6 ersichtlich, wird man dabei stets ein kleines Stück des *Thalamus* stehen lassen, welches unter dem vordersten Theile des Mittelhirns liegt.

Fig. 6.



Am Tage nach der Operation, ebenso wie in der folgenden Zeit, verhält sich diese Eidechse vollkommen unthätig. Wenn man sie anstösst, so beginnt sie sich scheinbar normal zu bewegen. Nach zwei bis drei Schritten aber macht sie mit zurückgebeugtem Kopfe und erhobenem Schwanze einen grossen Sprung, gerade wie es die gesunden Eidechsen zu thun pflegen, wenn man sie heftig verfolgt, oder wenn sie eine hohe Mauer herunterspringen. Nach einiger Zeit verfällt sie wieder in Ruhe.

Zwingt man diese Eidechse, das Gitter hinaufzuklettern, so kriecht sie leidlich in die Höhe.

Was die einseitige Abtragung des Thalamus anbetrifft, die ebenfalls zusammen mit der gleichzeitigen Grosshirnhemisphäre vorgenommen werden muss, so will ich hier nur soviel davon vortragen, als sich auf den Sehact bezieht: eine so operirte Eidechse verhält sich so, wie wenn man ihr nur die Grosshirnhälfte abgetragen hätte, d. h. wenn man den Thalamus rechtsseitig abträgt, so flieht sie auf Bedrohung von der rechten Seite her, bleibt aber theilnahmslos gegenüber der Bedrohung von der linken Seite.

§. 5.

Abtragung des Mittelhirns.

Wie stets bisher, müssen wir auch hier gesondert abtragen die Decke des Mittelhirns und darauf erst folgen lassen die Abtragung des ganzen Mittelhirns.

§. 6.

Abtragung der Decke des Mittelhirns.

Der Versuch ist technisch genau derselbe, wie bei Frosch und Fisch.

Eine so operirte Eidechse verhält sich sehr ruhig, flieht nicht auf Bedrohung, zwinkert dabei auch nicht mit den Augen, weicht aber Hindernissen aus; insbesondere kann man an dem Gitter beobachten, wie sie richtig in die Löcher eintritt und niemals gegen die Stäbe läuft. Klebt man die Augen zu, so kann man, sozusagen als Controle zu dem vorigen Versuche, beobachten, wie diese Thiere gegen Hindernisse anstossen und am Gitter z. B. deutlich gegen die Stäbe laufen. Hingegen pflegen sie ganz regelmässig, wie es sehende Eidechsen thun, aus den höher liegenden Punkten des Gitters sich auf den Boden herabzulassen resp. mit einer gewissen Vorsicht herunterzuspringen.

Trägt man die Decke des Mittelhirns einseitig, z. B. rechts, ab, so flieht das Thier nur auf Bedrohung von der rechten Seite, verharret aber in Ruhe, wenn man sich gegen seine linke Seite wendet.

Die Beweglichkeit des Thieres ist, wie am besten aus dem Aufstieg und dem Abstieg am Gitter hervorgeht, in keiner Weise gestört; ebensowenig treten Zwangsbewegungen auf.

Fügt man zu der Abtragung der Mittelhirndecke die Entfernung des Grosshirns, so ist das Resultat dasselbe wie nach Abtragung der Decke allein.

§. 7.

Abtragung des ganzen Mittelhirns.

Das anatomische Resultat dieser Abtragung zeigt Fig. 7. Die Thiere bleiben, sich selbst überlassen, ganz ruhig; auf mechanische

Reizung machen sie ganz correcte Locomotionen nach vorwärts. Dass diese Eidechsen blind sind, ist selbstverständlich; ob sie im Stande sind, das Gitter in die Höhe zu steigen, vermag ich mit Gewissheit nicht zu sagen, da ich in meinen Notizen darüber keine Bemerkung finden kann.

Da diese Thiere ab und zu auch rückwärts gehen, wie ich es schon beim Frosche gesehen habe (s. Froschhirn, S. 38 und 59), so ging ich, wie dort darauf aus, die Bedingungen des Rückwärtsganges auch hier näher festzustellen. Sie sind hier einfacher als beim Frosch, denn die Abtragung der vorderen Hälfte des Mittelhirns versetzt die Thiere sämmtlich und mit Leichtigkeit in die retrograde Locomotion. Die ganze Erscheinung ist bei der Eidechse viel klarer ausgeprägt als beim Frosch.

Gelegentlich dieser letzten Versuche machte ich noch folgende interessante Beobachtung: Wenn ich die unversehrten Thiere mit einer Zange fasste, was gewöhnlich am Rumpfe zu geschehen pflegte, so bissen sie häufig in oder gegen die Zange. Eines der Thiere mit halbem Mittelhirn biss scheinbar gerade so in die Zange, wie es die normalen Thiere zu thun pflegen. Das Gesicht ist dabei natürlich ganz unbetheiligt!

Fig. 7.



§. 8.

Analyse der Versuche in den §§. 6 und 7.

Wie nach den bisherigen Versuchen an Fischen und Amphibien zu erwarten war, müsste die Abtragung der Decke des Mittelhirns auch bei der Eidechse den Sehact stören. Das ist zwar der Fall, aber doch in anderer Weise als dort, denn die Eidechse ist nicht vollkommen blind, wie Frosch und Fisch, sondern sie ist in einen Zustand versetzt, den ich bisher nicht zu unterscheiden vermag von jenem, den wir bei Abtragung des Grosshirns gesehen haben, d. h. die Thiere erkennen ihre Umgebung nicht mehr, weichen aber Hindernissen aus. Trotzdem muss ein Unterschied vorhanden sein, denn im Falle der Abtragung der Mittelhirndecke ist zweifellos das primäre Sehcentrum verletzt worden; im Falle der Abtragung des Grosshirns ist das anders, hier dürfte es sich nach unserem heutigen Wissen um einen psychischen Act handeln. Während wir in letzterem Falle von Seelenblindheit sprechen dürfen, müssen wir nach dem Sprachgebrauche der Augenärzte jenen Sehdefect als Amblyopie bezeichnen.

Es geht aus dem Versuche zugleich aber hervor, dass die Mittel-

hirndecke der Eidechse nicht mehr ausschliesslich das Sehcentrum enthält, im Gegensatz zu Fisch und Frosch, sondern dass primäre Sehelemente noch in einem anderen Hirntheile gegeben sein müssen. Hierfür kommt ausschliesslich der Sehhügel, das Zwischenhirn, in Betracht. In der That tritt bei der weiteren phylogenetischen Entwicklung der Sehcentren die merkwürdige Erscheinung zu Tage, dass beim Menschen das Mittelhirn kaum noch centrale Sehelemente enthält, dass vielmehr der Sehhügel die wesentlichen Bestandtheile des primären Sehcentrums in sich schliesst, worauf wir später noch zurückkommen werden.

Ein specieller Versuch hierüber konnte nicht gemacht werden, weil man den Sehhügel nicht isolirt abtragen kann, und in dem Falle, wo Sehhügel und Grosshirn gemeinsam einseitig entfernt worden sind, war das erste Resultat kein anderes, als wenn das Grosshirn allein, oder die Mittelhirndecke allein einseitig entfernt worden wären. Die Versuche konnten demnach keine Aufklärung schaffen, die zu bringen wir nunmehr der Zukunft überlassen müssen.

Nach unseren Kenntnissen über Frosch und Fisch konnte es nicht mehr überraschen, dass das allgemeine Locomotionscentrum über das Mittelhirn hinaus in das Nackenmark hineinreicht, so dass hierüber an dieser Stelle nichts Neues zu sagen ist; leider sogar nur weniger gesagt werden kann, insofern als mir kein Versuch zu Gebote steht, der einen Schluss erlauben würde auf die sensiblen Elemente, welche in der Mittelhirnbasis landen. Dass dort und im Zwischenhirn solche landen, ist ganz gewiss und wird sich später aus Versuchen mit einseitiger Abtragung dieser Hirntheile zweifellos ableiten lassen.

Nur auf einen Punkt möchte ich hier noch näher eingehen: Der bei der Eidechse am stärksten ausgeprägte Rückwärtsgang, wenn man den hintersten Theil des Mittelhirns stehen lässt, und der ab und zu auch vorkommt, nachdem man das Mittelhirn vollkommen abgetragen hat, darf uns nicht veranlassen, von einem Centrum des Rückwärtsganges zu sprechen, wie es eine zeitweise beliebte Methode ist, für jede Bewegung ein besonderes Centrum zu construiren. Davon kann und braucht auch hier nicht die Rede zu sein, sondern es handelt sich in dem allgemeinen Bewegungscentrum um ein Centrum, eine Vorrichtung, die so angeordnet ist, dass die Elemente desselben in beliebiger Weise combinirt beliebige Bewegungen zu erzeugen vermag. Die Art dieser Combinationen wird zum grossen Theile durch Anregungen bestimmt, welche auf verschiedenen Wegen von der Peripherie kommen (vergl. hierzu Frosch, S. 56, und Fisch, S. 36).

Eine interessante Erscheinung nach Abtragung des Zwischenhirns der Eidechse ist das Auftreten desselben Sprunges, den man bei normalen

Eidechsen häufig sieht, wenn sie heftig verfolgt werden. Da das Zwischenhirn niemals vollkommen abgetragen worden ist, so bleibt zu erwägen, ob nach totaler Abtragung der Sprung nicht nur noch gelegentlich auftritt und seine Regelmässigkeit an den Rest von Zwischenhirn gebunden ist, der wegen seiner Lage unter dem vordersten Theile des Mittelhirns nicht abgetragen werden konnte. Es kommt mir vor, dass der Sachverhalt der gleiche ist, wie wir ihn in dem Verhältniss von Rückwärtsgang zu hinterem Mittelhirn kennen gelernt haben. (Uebrigens glaube ich heute, dass man mit etwas mehr Musse, als mir s. Z. in Sicilien zu Gebote stand, doch wohl eine vollständige Abtragung des Zwischenhirns erreichen könnte; natürlich aber stets in Gemeinschaft mit dem Grosshirn.)

§. 9.

Abtragung des Kleinhirns.

Die Verhältnisse des Kleinhirns der Eidechse haben viele Aehnlichkeit mit jenen beim Frosche, wo das Kleinhirn eine schmale Leiste ist, die den vordersten Theil des Nackenmarkes überbrückt.

Die Abtragung erfolgt mit der Bajonettscheere. Irgend eine Störung ist danach nicht beobachtet worden, wenigstens keine groben Störungen. Ob nicht trotzdem feinere Störungen vorhanden sind, ist nicht ausgeschlossen, aber unsere Methoden zur Prüfung von denselben Eindrücken z. B. sind so wenig ausgebildet, dass das gleiche Urtheil alle unsere Untersuchungen über das Kleinhirn von Fisch, Frosch und Eidechse in derselben Weise trifft. Die günstigen Bedingungen des Gleichgewichtes, wie sie bei Frosch und Eidechse vorhanden sind, reichen zur Erklärung nicht aus, denn beim Fisch, wo die Bedingungen für die Erhaltung des Gleichgewichtes schwieriger sind, haben wir deutliche Störungen desselben nach Abtragung des sehr reichen Kleinhirns ebenfalls vermisst.

Es sieht so aus, als ob die Function des Kleinhirns nur beim Menschen mit Erfolg zu studiren wäre, wo wiederum die Schwierigkeit besteht, dass man warten muss, bis es dem Zufall gefällt, ein wirklich neues, zur Verwerthung geeignetes Experiment anzustellen.

Wenn die Eidechse mit halbem Mittelhirn in die den Rumpf fassende Zange beisst, so steht diese Leistung relativ auf gleicher Stufe mit dem Frosche, der allein im Besitze seines Rückenmarkes den auf das Bein aufgeträufelten Säuretropfen ganz geschickt abtupft.

§. 10.

Abtragung des vorderen Theiles des Nackenmarkes.

Wie beim Frosche, so wird auch für die Eidechse festgesetzt, dass die Kleinhirngleiste die Grenze für das Nackenmark abgeben soll,

das hier abgetragen ist resp. hier abgetragen werden kann, ohne die Athmung zu schädigen.

Macht man die Abtragung in dieser Weise, so hört alle Locomotion auf und es erfolgen auf Reizung der Hautoberfläche die bekannten Reflexbewegungen.

Diese Beobachtungen sind ein bis zwei Tage nach der Operation angestellt worden.

§. 11.

Bemerkungen zu dem Vorausgehenden.

Wie bei dem Frosch und dem Fisch reicht nach diesem Versuche das allgemeine Bewegungscentrum in den vordersten Theil des Nackenmarkes, das auch, wie schon früher bemerkt, mit der Basis des Mittelhirns eine anatomische Einheit bildet.

§. 12.

Beobachtungen am Rückenmark.

Wenn man einer frischen Eidechse den Kopf so abschneidet, dass man bei letzterem das Nackenmark belassen hat, so wird der restirende Rumpf nach den bisherigen Beobachtungen keine Locomotion machen, was der Versuch in der That bestätigt. Trägt man nun ganz grob mit der Scheere von dem Rumpfe nach und nach Stücke von 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm ab, so tritt etwa in Beginn der hinteren Hälfte des Rumpfes die merkwürdige Erscheinung auf, dass das Hintertheil, welches etwa aus Becken, hinteren Extremitäten und dem Schwanz besteht, anscheinend spontan, regelmässige Bewegungen ausführt, deren Charakter als Locomotion, wie sie das ganze Thier macht, durchaus anerkannt werden muss. Periphere Reizungen der Oberfläche pflegen an dem enthaupteten Thiere keinerlei Ortsbewegungen zu erzeugen, aber bringt man dasselbe in ein Pikrinsäurebad von 2 bis 3 Proc., so beginnt auch hier die Locomotion. Dieser Versuch gelingt regelmässig und ein Versagen ist niemals vorgekommen.

Beobachtungen über die Reflexthätigkeit des Rückenmarkes werden an einer späteren Stelle mitgetheilt werden.

§. 13.

Analyse des Versuches.

Man pflegt die wohlberechtigte Vorstellung zu haben, dass die Leistungen eines Thieres sich um so mehr verringern, je mehr es seines Centralnervensystemes beraubt wird. In dem obigen Versuche tritt aber umgekehrt eine Mehrleistung auf, welche von einem geringeren

Theile des Rückenmarkes ausgeht. Anzunehmen, dass der vordere Theil des Rückenmarkes eine Hemmung ausübt auf den hinteren Theil, der seine Thätigkeit zu entwickeln beginnt, wenn er von dem vorderen Theile losgelöst ist, muss abgelehnt werden, da diese Hemmungsthätigkeit ihrerseits erst wieder in Function getreten wäre, nachdem das Gehirn entfernt ist, was doch sehr unwahrscheinlich aussieht.

Die Erklärung ist vielmehr folgende: Wir wissen jetzt, dass das primitive Rückenmark (Haifisch) aus lauter locomobilen Metameren besteht; dass im Laufe der phylogenetischen Entwicklung das Rückenmark diese Function der Locomobilität allmählig mehr oder weniger einbüsst, indem es dieselbe nach vorn an das Gehirn abgibt, und zwar sind es die vordersten Metameren, welche ihre Function zuerst abgeben, genau so wie bei der phylogenetischen Verkürzung der Rückenwirbelsäule die vorderen Rückenwirbelelemente zuerst ausfallen, nicht die hinteren. So haben bei der Eidechse die vorderen Rückenmetameren ihre Locomobilität völlig verloren, während die hinteren Metameren sie noch besitzen. Indess sind dieselben durch den einfachen mechanischen Reiz, der von der Peripherie kommt, zu locomobiler Thätigkeit nicht mehr anzuregen. Erst der Schnitt der Scheere, welcher das Rückenmark selbst trifft, ist ein Reiz, stark genug, um die locomotorische Thätigkeit des hinteren Rückenmarksabschnittes auszulösen. Aber auch die Pikrinsäure wirkt von der Peripherie her, ganz ebenso, wie wir es beim Aal und bei dem Neunauge gesehen haben, wo die locomobilen Fähigkeiten des Rückenmarkes erst durch sie wieder erweckt wurden (vergl. Fische, S. 68 bis 70), während die einfache mechanische Reizung der Körperoberfläche ebenfalls versagt.

Der Pikrinsäureversuch beweist zugleich, dass von einer vom Kopfe ausgehenden Hemmung nicht die Rede sein könne; man müsste denn annehmen wollen, dass der periphere Reiz die Hemmung überwunden oder durchbrochen habe.

Mehrere Jahre nach dieser ersten Publication hat Hr. H. Martin in der Pariser biologischen Gesellschaft einen Versuch mitgetheilt, welcher dem meinigen nahesteht. Er betäubt eine Eidechse z. B. mit Chloroform, und findet, dass, wenn er nunmehr irgendwo den Schwanz abschneidet, der letztere, obgleich er vollkommen unbewegt war, in Bewegung geräth „immédiatement et spontanément mouvements semblables à ceux que produit la queue dans la marche d'un de ces reptiles non mutilé“. Neben gewissen Vorstellungen über die Wirkung der Anästhetica glaubt der Autor, dass vom Gehirn eine Hemmung ausgeht, welche nach Abtrennung des Schwanzes vom übrigen Körper aufhört und die „Autonomie“ des Schwanzmarkes

hervortreten lässt¹⁾. Einige Wochen danach bestätigt Hr. R. Dubois jenen Versuch von Martin und beweist, dass der Schnitt durch das Rückenmark es ist, welcher die Bewegung auslöst. Er lässt bei einer betäubten Eidechse eine Stelle des Schwanzmarkes mit Hülfe von Aethylchlorid durchfrieren und macht an dieser Stelle eine Durchschneidung des Schwanzes, welcher unbewegt bleibt. Durchschneidet er aber tiefer unten, so bewegen sich beide Schwanzstücke; das terminale stärker als das andere²⁾.

Was an diesen Versuchen für uns interessant erscheint, ist der von Dubois geführte Beweis, dass der Schnitt ins Mark der die Bewegung auslösende Factor ist, sowie zugleich der Nachweis, dass von einer centralen Hemmung keine Rede sein könne.

Im Jahre 1895 hat Hr. J. v. Tarchanoff aus St. Petersburg ebenfalls in der Pariser biologischen Gesellschaft gelegentlich seiner Versuche an enthaupteten Enten, von denen wir später noch reden werden, auch einen Versuch an der Eidechse mitgetheilt, der hierher gehört³⁾.

Er berichtet auf S. 457 seiner Abhandlung: „Mais le lézard présente sous ce rapport un grand intérêt, car après la section de la moelle épinière au-dessus du renflement lombaire, il donne tout de suite des mouvements périodiques de la queue, des mouvements de pendule dans le plan horizontal, qui continuent des minutes entières, puis s'arrêtent pour recommencer de nouveau etc.“ Dubois reclamirt die Priorität dieses Versuches bald darauf für sich; mit welchem Rechte, mag man aus dieser Darstellung entnehmen⁴⁾.

Endlich hat im Verlaufe dieses Jahres Hr. Pompilian im Laboratorium von Ch. Richet in Paris genau dieselbe spontane Schwanzbewegung nach völliger Abtrennung des Hintertheiles beim Triton beobachtet⁵⁾.

Mein Versuch aus dem Jahre 1886 ging aber sehr viel weiter, denn in dem oben citirten Berichte an die Akademie der Wissenschaften in Berlin aus dem gleichen Jahre, S. 541, hatte ich wörtlich Folgendes gesagt: „Wenn man den Kopf (der Eidechse) völlig abschneidet und mit der Scheere von vorn nach hinten Stücke des

¹⁾ H. Martin, Sur les mouvements produits par la queue du lézard, après anesthésie. *Compt. rend. hebdomad. d. l. Société de Biologie.* Paris 1893, p. 854.

²⁾ Raph. Dubois, Sur les mouvements de la queue coupée du lézard anesthésié. *Compt. rend. hebdomad. d. l. Société de Biologie.* Paris 1893, p. 915.

³⁾ J. de Tarchanoff, Mouvements forcés des canards décapités. *Ibid.* 1895, p. 454—458.

⁴⁾ R. Dubois, A propos de la communication de M. Jean de Tarchanoff sur les mouvements forcés des canards décapités. *Ibid.* p. 528—529.

⁵⁾ M. Pompilian, Automatismes de la moelle du triton etc. *Ibid.* 1899, p. 573.

Rumpfes von 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm abträgt, so stösst man etwa im Beginn der hinteren Hälfte des Rumpfes auf die merkwürdige Erscheinung, dass der übrige Theil, also etwa Becken, hintere Extremitäten und Schwanz, anscheinend spontan regelmässige Bewegungen ausführen. Was an diesen Bewegungen aber am meisten überrascht, das ist der völlige Charakter von Locomotionen.“ Das will heissen, dass das Hinterthier so fortschreitet, wie es das unversehrte Thier zu thun pflegt.

Dass ich mehr gesehen habe, als meine Nachfolger, liegt zweifellos an den günstigen Verhältnissen, unter denen ich gearbeitet habe: frisch gefangene Thiere und untersucht unter dem heissen Himmel Siciliens bei einer Temperatur von 23 bis 24° R., bei welcher die Erregbarkeit der Thiere offenbar eine sehr vollkommene ist. Als ich neulich den Versuch hier wiederholte, bekam ich ebenfalls nur die Schwanzbewegung zu sehen.

Daher konnten meine Nachfolger die Bewegung als eine Ortsbewegung nicht erkennen, worin allein der Weg zum Verständniss angebahnt ist. Aber trotzdem waren sie principiell der gleichen Ansicht wie ich, dass es sich bei diesen merkwürdigen Bewegungen des Schwanzes um einen vorgebildeten, etwa automatischen Mechanismus handelt, dessen Auslösung erst durch den direct auf das Mark einwirkenden mechanischen Reiz erfolgt. Welcher Natur aber diese automatischen Mechanismen eigentlich sind, das musste ihnen angesichts ihres unzureichenden Versuches und der Unkenntniss meiner Versuche am Haifische durchaus entgehen.

§. 14.

Einseitige Abtragungen im Centralnervensystem.

Wir werden hier in der bisherigen Weise einzelne Theile des Centralnervensystems einseitig abtragen und die Folgen dieser Abtragung zu schildern haben. Letztere geschieht in der Regel in der vorgeschriebenen anatomischen Linie. Wo davon abgewichen werden muss, wird es besonders erwähnt werden.

A. Grosshirn.

Die rechtsseitige Abtragung des Grosshirns führt zu der oben schon beschriebenen Erscheinung, dass Bedrohungen, welche aus der linken Seite des Gesichtsfeldes herkommen, wirkungslos bleiben, während von rechts her die gewohnte Einwirkung stattfindet.

Dagegen sind reine Störungen in der Bewegungssphäre, insbesondere Zwangsbewegungen, nicht beobachtet worden.

B. Zwischenhirn.

Die einseitige Abtragung des Zwischenhirns wird regelmässig zugleich mit der des Grosshirns gemacht, wobei noch zu bemerken ist, dass dabei von jenem ein ganz kleines Stückchen im Kopfe verbleibt, wie wir es bei der doppelseitigen Abtragung auch haben machen müssen.

Macht man die Abtragung auf der rechten Seite, so tritt gleich danach eine Bewegung nach der linken Seite ein, die mehr Kreisbewegung, nicht Uhrzeigerbewegung ist, deren Vorhandensein nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Untersucht man am nächsten Tage, so findet man die Bewegung ganz geradlinig, ohne jede Tendenz zur Kreisbewegung. Dagegen macht das Thier in Pausen die gleichen Springbewegungen, wie nach totaler Abtragung des Thalamus, nur scheinen die Pausen etwas grösser zu sein.

Vergleicht man dieses Resultat mit jenem beim Frosche, mit dem allein ein Vergleich möglich ist, da nur dieser ein Zwischenhirn besitzt, so findet man eine vollkommene Gleichheit insofern, als diese Zwangsbewegung nach kurzer Zeit vorübergeht, wieder abläuft, also wohl nur eine Reizerscheinung darstellt (vergl. Frosch, S. 84). Dass bei der Eidechse die Uhrzeigerbewegung nicht vorhanden zu sein scheint, wäre principiell schwerlich ein grosser Unterschied. Aber es ist ausserdem noch möglich, dass sie bei zahlreicheren Versuchen, als ich über diesen Gegenstand gemacht habe, noch gefunden werden könnte. Mir schien die Sache von keiner so erheblichen Bedeutung, um darauf mehr Zeit und Material zu verwenden, als dringend nöthig war. (Uebrigens dürfte der Unterschied schon auf der verschiedenen Methode des Operirens beruhen: die Eidechse wird ätherisirt und ist unmittelbar nach der Abtragung nicht zu untersuchen; dagegen wird der Frosch ohne Aether operirt und die Uhrzeigerbewegung erscheint nur unmittelbar nach der Operation; kurz darauf an ihrer Stelle Kreisbewegung, die hier, wie dort, nach Stunden völlig verschwindet.)

C. Mittelhirn.

Dass die einseitige Abtragung der Decke des Mittelhirns keinerlei Störung in der geradlinigen Bewegung des Thieres erzeugt, haben wir oben schon bemerkt. Macht man die Abtragung bis auf die Basis, d. h. also, trägt man das Mittelhirn einseitig vollständig ab, so folgt ausnahmslos Kreisbewegung nach der unverletzten Seite, die dauernd ist und nichts Anderes, d. h. dieselbe Erscheinung, welche wir auch bei Frosch und Fisch gesehen haben.

D. Kleinhirn.

Wie beim Frosch ist auch hier die einseitige Abtragung des Kleinhirns von störenden Folgen in der Bewegung nicht begleitet.

E. Nackenmark.

Man macht die Durchschneidung kurz hinter dem Kleinhirn; man erhält hier ebenfalls Kreisbewegung nach der gesunden Seite, welche von Rollbewegungen nach der operirten Seite unterbrochen wird.

Macht man den Schnitt nur durch den erhöhten Wall, der ähnlich wie beim Frosch vorhanden ist, so überwiegt die Rollbewegung; event. sieht man fast nur diese.

Schnitte in tieferen Abtheilungen des Nackenmarkes sind nicht gemacht worden. Man sieht in dem Resultate eine vollständige Uebereinstimmung mit dem Frosche.

Und schliesslich besteht auch darin eine Uebereinstimmung, namentlich mit dem Fisch, dass, wenn das operirte Thier nicht sehr kräftig ist oder keine sehr lebhaften Bewegungen gemacht werden, die Rollbewegung öfter ausbleibt; aber rasch erscheint, wenn es gelingt, das Thier zu kräftigeren Bewegungen anzuregen.

Es folgt hieraus, dass die so interessante und wichtige Gruppe der Zwangsbewegungen in den drei Classen Fisch, Amphibien und Reptilien in genau der gleichen Erscheinung auftritt.

Zweites Capitel.

Ueber die Reflexbewegungen des Rückenmarkes.

Die gesetzmässigen Beziehungen, welche zwischen den die Haut treffenden Reizen und den darauf folgenden Bewegungen des Rückenmarkes bestehen, sind von E. Pflüger in seiner berühmten Schrift „Ueber die sensorischen Functionen des Rückenmarkes, Berlin 1853“ niedergelegt worden, die Jedermann bekannt sind. Er hat daselbst eine Anzahl von Regeln aufgestellt, die als „Reflexgesetze“ in der Physiologie volles Bürgerrecht geniessen.

Seither sind von diesen Regeln einige Ausnahmen gefunden worden von Gergens, weiter von Osawa und Tiegel, welche sahen, dass entgegen der Pflüger'schen Erfahrung eine geköpftte Schlange sich ganz unzweckmässig in die glühende Kohle hineinbewegte, die man ihrem Leibe näherte, während der Aal unter den gleichen Bedingungen sich von dem glühenden Körper entfernte¹⁾. Eine weitere Ausnahme ist von Luchsinger mitgetheilt worden, welcher fand, dass bei Tritonen und Eidechsen Kitzeln des einen Vorderbeines eine Reflexbewegung des diagonalen Hinterbeines erzeugt. Dieser Reflex soll seine Ursache in der trabförmigen Locomotion dieser Thiere haben²⁾.

Als ich im Jahre 1886 in Neapel angefangen hatte, mich mit dem Nervensysteme des Haifisches zu beschäftigen, konnte es mir nicht entgehen, dass das Rückenmark desselben ähnliche, aber doch noch viel günstigere Verhältnisse darbot, als jenes des Aales, um an demselben analoge Reflexversuche anzustellen und eventuell etwas tiefer in mancherlei Fragen einzudringen.

Diese Versuche, sowie weitere, welche an anderen Thieren angestellt worden waren, sind bisher nirgends veröffentlicht worden, nur eine einzelne Notiz findet sich in meinem Grundriss der Physiologie an der Stelle, wo die zweckmässigen Reflexbewegungen des Rückenmarkes vorgetragen werden³⁾.

¹⁾ Osawa und Tiegel, Beobachtungen über die Functionen des Rückenmarkes der Schlangen. Pflüger's Archiv, Bd. 16, 1877.

²⁾ B. Luchsinger, Ueber gekreuzte Reflexe. Ebenda, Bd. 22.

³⁾ J. Steiner, Grundriss der Physiologie. Achte Auflage 1898, S. 393.

§. 1.

Fische.

Die Versuche am Rückenmarke des Haifisches (es waren stets nur Hunds- oder Katzenhai) wurden genau analog den Versuchen Pflüger's am Aal angestellt, d. h. der Hai wurde geköpft, der Rumpf an einem Haken vertical aufgehängt, eine brennende Kerze mit der Hand verschiedenen Punkten der Oberfläche genähert und die eintretenden Bewegungen beobachtet.

Ich werde in Folgendem nach meinen Notizen über eine Anzahl dieser Versuche berichten und will nur zur Orientirung bemerken, dass unser Haifisch, wie in Fig. 8 zu sehen ist, zwei Brustflossen, zwei Bauchflossen, eine Analflosse und zwei Rückenflossen besitzt¹⁾.

Versuch I (22. April 1886). Haifisch, 45 cm lang, frisch geköpft und sofort untersucht.

Man hält die Flamme unter die Schwanzspitze: letztere schlägt erst nach rechts, dann nach links aus.

Man hält die Flamme seitlich dem Rumpfe zwischen den beiden Rückenflossen erst rechterseits, worauf der Körper sich nach links convex krümmt, bald darauf aber nach rechts, d. h. zuerst weicht er der Flamme aus, darauf aber neigt er sich in die Flamme; der Vorgang ist genau umgekehrt bei Näherung des Lichtes an die linke Seite. Das Resultat ist genau dasselbe, wenn man die Flamme in der Höhe der oberen oder

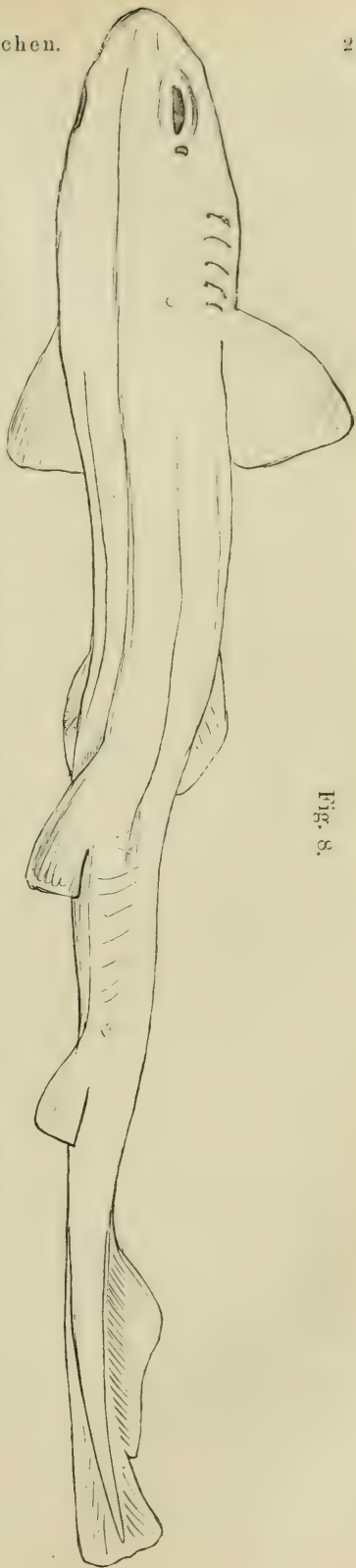


Fig. 8.

¹⁾ Für den Leser, welcher Haifische nicht aus eigener Anschauung kennt, habe ich einen Hundshai in halber natürlicher Grösse abbilden lassen. Die Köpfung geschieht unterhalb der Brustflossen.

unteren Rückenflosse seitlich anbringt, d. h. die gereizte Rumpfstelle entfernt sich erst von der Flamme, um sich bald darauf derselben zu nähern event. in dieselbe hineinzugerathen.

Der Versuch, welcher 15 Minuten gedauert hatte, wird hier abgebrochen und absichtlich erst nach 2 Stunden wieder aufgenommen; er zeigt Folgendes:

Man hält die Flamme unter die Schwanzspitze: keinerlei Bewegung.

Man nähert die Flamme seitlich dem Rumpfe zwischen den beiden Rückenflossen und zwar rechts: der Rumpf entfernt sich von der Flamme; man bringt die Flamme auf die linke Seite: der Rumpf entfernt sich wieder von der Flamme, d. h. hier erfolgt auf den einseitigen Reiz nur eine und zwar stets zweckmässige Bewegung.

Das Resultat ist genau dasselbe, wenn man die Flamme seitlich zwischen Brust- und Bauchflosse anbringt.

Zweiter Versuch beginnt eine halbe Stunde nach Köpfung.

Man hält die Flamme unter die Schwanzspitze: der Schwanz schlägt erst nach links, darauf nach rechts aus.

Die Flamme steht seitlich zwischen den beiden Rückenflossen erst rechts: der Rumpf entfernt sich von der Flamme, um sich bald darauf der Flamme zu nähern.

Die Flamme steht links: der Rumpf schlägt erst in die Flamme, bewegt sich dann aber nach der anderen Seite.

Gleiches Resultat an anderen Stellen des Rumpfes.

Dritter Versuch wird an einem Schwanzstücke gemacht, das die zwei Rückenflossen, die Bauchflosse und die Analflosse enthält.

Man hält die Flamme unter die Schwanzspitze: dieselbe pendelt abwechselnd nach rechts und nach links.

Hält man das Licht seitlich, so krümmt sich der Rumpf erst concav, darauf convex gegen die Flamme.

In gleicher, bald regelmässiger, bald unregelmässiger Weise wiederholten sich die folgenden Versuche, deren Schilderung hier weiter zu geben, wohl überflüssig wäre.

Es zeigt sich sonach, dass beim decapitirten Haifisch, entgegen der alten Erfahrung beim Aal, die Reizung des Rumpfes durch Licht nicht eine, sondern zwei auf einander folgende entgegengesetzte Bewegungen giebt, so zwar, dass der Rumpf sich erst von der Flamme entfernt, um sich ihr bald darauf zu nähern (gelegentlich tritt auch das Umgekehrte ein!).

Doch vermag man beliebig das Resultat des Haiversuches in genau das des Aales umzuformen, wenn man das Haipräparat genügend lange Zeit (hier etwa 2 Stunden) hängen lässt; eine Aenderung, die

wohl darauf zurückzuführen ist, dass die Erregbarkeit des Rückenmarkes mit der Zeit wesentlich gesunken ist.

Da meine bisherigen Bemühungen im Wesentlichen darauf gerichtet waren, beim Haifisch dasselbe zu sehen, was man für den Aal seit Pflüger kannte, so concentrirte sich meine Aufmerksamkeit stets auf den Punkt des Rumpfes, wo die Flamme, der Wärmereiz, einwirkte, d. h. aber auf eine beschränkte Stelle. Als ich aber nach einer Reihe von Versuchen begriffen hatte, dass beim Hai doch ganz andere Resultate zu Tage treten, so erweiterte ich meine Beobachtung, indem ich sie gleichzeitig auf den ganzen Rumpf ausdehnte. Hierbei machte ich die ganz allgemeine Erfahrung, dass, wo auch immer der Wärmereiz angebracht wird, eine Bewegung an der Reizstelle beginnt, die sich über das ganze Präparat wellenförmig fortpflanzt.

Hiermit werden die Versuche am Haifisch geschlossen.

An der Hand dieser Beobachtungen habe ich in Heidelberg es unternommen, den Pflüger'schen Aalversuch, der ja allgemein Vorlesungsversuch geworden ist, nochmals etwas genauer zu prüfen. Hierzu war vor Allem aber nöthig, eine etwas genauere Methode in Anwendung zu bringen, da der Pflüger'schen Methode der Mangel eigen ist, dass durch die brennende Kerze eine gut localisirte Wirkung eigentlich ausgeschlossen ist, während der Wärmereiz an sich entschieden ein Vorzug bleibt.

Ich benutzte hierzu das Sonnenbildchen, indem von einem Heliostaten ein Lichtbündel auf ein Linsensystem fiel, das mir gestattete, auf den Aalrumpf ein kreisrundes Sonnenbildchen von ca. 5 mm zu werfen. Die Methode leidet nur an der Unbeständigkeit der Sonne!

Es waren im September einige günstige Sonnentage, wo ich nach einander eine Reihe von Versuchen machen konnte: An dem geköpften Aale, der wie üblich senkrecht aufgehängt war, konnte ich mit Bestimmtheit sehen, wie namentlich bei recht erregbarem Thiere an der Stelle des Rumpfes, wo das Sonnenbildchen auffiel, erst eine Concavität und bald darauf eine Convexität auftrat. Letztere geht indess rasch verloren und zwar von oben nach unten, d. h. wenn sie z. B. in der Mitte des Rumpfes nicht mehr vorhanden ist, kann sie doch noch gegen das Schwanzende hin dargestellt werden.

Genau die Höhe am Rumpfe zu bestimmen, wo die Doppelbewegung unter dem Einflusse des Sonnenlichtes beginnt, habe ich bisher unterlassen, aber ich habe Grund zu der Annahme, dass sie am vordersten Theile des Rumpfes nicht vorhanden ist, worauf ich später noch zurückkommen werde, unter gleichzeitiger Angabe einer Methode, um jene Bestimmung noch auf anderem Wege auszuführen.

Wirft man das Sonnenbildchen auf die äusserste Schwanzspitze, so wendet sich dieselbe regelmässig vom Reize ab; ein Pendeln, d. h. ein Ausschlag nach der Seite des Reizes, wurde nicht beobachtet, wozu indess zu bemerken ist, dass die Versuche an der Schwanzspitze immer erst einer Versuchsreihe am Rumpfe folgten. Ob ein Pendeln des Schwanzes nicht etwa eintreten würde, wenn man zuerst die Schwanzspitze untersuchte, bliebe in der Folge noch zu untersuchen.

Ende October hatte ich Gelegenheit, ein Neunauge (*Petromyzon fluviatilis*) dem gleichen Versuche zu unterwerfen, nur mit dem einen Unterschiede, dass ich statt des Sonnenlichtbildchens wieder das Kerzenlicht verwendete: Das geköpfte Neunauge hängt frei vertical, ich bringe die Kerze an die Schwanzspitze, welche sich sogleich von derselben entfernt, aber zugleich pflanzt sich eine wellenförmige Bewegung durch den ganzen Rumpf bis zum Kopfende hin fort, d. h. das Resultat ist gleich dem beim Haifisch und abweichend von jenem des Aales.

§. 2.

Amphibien.

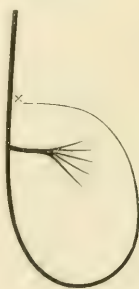
Den Versuchen an Fröschen, wie wir sie aus den früheren Versuchen der verschiedensten Autoren kennen, habe ich auch nach Reizung mit dem Sonnenbildchen nichts Neues hinzuzufügen.

Anders gestaltet sich der Versuch bei den Salamandern, zunächst bei *Salamandra maculata*. Derselbe wird so geköpft, dass der restingende Körper nur Rückenmark enthält; das Präparat wird senkrecht auf-

Fig. 9A.



Fig. 9B.



gehängt und nun auf die Seite desselben das Sonnenbildchen aufgeworfen. Wir wählen zunächst einen Punkt am Rumpfe, der unmittelbar oberhalb der hinteren Extremitäten liegt. Das Resultat ist folgendes: Die gereizte Stelle krümmt sich concav, gleichzeitig erhebt sich der rechte Hinterfuss, wie um zu wischen, ohne aber den Reizpunkt zu erreichen, und endlich krümmt sich der Schwanz selbst so im Bogen, dass seine Convexität nach der Reizseite

liegt. Das Präparat erhält ein Aussehen, wie es schematisch in der Figur 9A ausgedrückt ist. (Das Kreuzchen bezeichnet die Reizstelle.)

Das meiner Ansicht nach Neue an diesem Versuche wäre die

Thatsache, dass der Reiz nicht nur, wie wir es beim Frosche sehen, eine isolirte Bewegung erzeugt, sondern dass auch der Fuss und vor Allem auch der Schwanz an dieser Bewegung theilnimmt, und zwar nicht passiv, sondern activ. Damit will ich sagen, dass die Bewegung des Schwanzes nicht passiv durch die Erhebung des Fusses bewirkt wird, sondern activ durch innere Vorgänge. Handelte es sich nur um eine passive Erhebung des Schwanzes, so würde derselbe schwerlich einen Bogen machen, wie oben beschrieben worden ist, sondern er würde in toto gehoben werden. Ein besserer Beweis liegt aber in dem weiteren Versuche, wenn man das Sonnenbildchen auf die Mitte des Rumpfes wirft. Man erhält öfter ein Resultat, wie oben beschrieben, für die tiefer unten gelegene Rumpfstelle, aber einige Male tritt nur die Concavität an der Reizstelle und die Wischbewegung des Fusses ein ohne jede Aenderung in der Lage des Schwanzes, d. h. in dem oben beschriebenen Versuche hat der Schwanz offenbar activ an der Bewegung theilgenommen.

Besonders bemerkt sei, dass die beschriebenen Bewegungen unmittelbar dem Eintritt des Reizes folgen.

Von diesen Grundversuchen giebt es manche Variationen, von denen einige hier aufgeführt werden mögen. So sah ich einmal bei Anbringung des Reizes, wie oben, d. h. rechterseits in der Mitte des Rumpfes, die Reizstelle selbst convex werden, während der rechte Fuss Wischbewegung machte und der Schwanz sich entsprechend der convex gewordenen Reizstelle concav anschloss.

Ein anderes Mal wurde die Reizstelle, wie gewöhnlich, wieder concav, aber der Fuss blieb in Ruhe, während der Schwanz sich entsprechend convex bog. Um zu sehen, ob bei weiterer Einwirkung des Reizes nicht doch noch die Wischbewegung folgen würde, wurde der Reiz nicht entfernt, aber der Fuss bleibt unbewegt, dagegen macht der Schwanz plötzlich eine neue grosse Krümmung, so dass er mit der Schwanzspitze die Reizstelle erreicht, um gewissermaassen den Reiz zu entfernen (s. Fig. 9B).

Belichtet man die Hinterpfote selbst, so erfolgt eine Wischbewegung derselben und zugleich eine Schwanzbewegung, wie wenn man den Rumpf belichtet hätte.

Eine weitere Reihe von Versuchen wurde am Schwanze angestellt, der indess nicht isolirt worden war, sondern dem oben beschriebenen Präparate entsprach, d. h. ein Salamander ohne Kopf.

Der Reiz wirkt auf die Schwanzwurzel rechterseits ein: der Schwanz wird als Ganzes nach links gewendet. Der Reiz wird auf die Mitte des Schwanzes linkerseits gelegt: der Schwanz wendet sich nach rechts; die Knickung beginnt genau an der Stelle, wo der Reiz

einwirkt; oberhalb des Reizes verharrt der Schwanz ganz unbewegt und in senkrechter Stellung. Wirkt der Reiz in der Nähe der Schwanzspitze links, so erfolgt ein Ausschlag derselben nach rechts, der ebenfalls genau da beginnt, wo der Reiz einwirkt. Wirkt der Reiz rechts, so erfolgt der Ausschlag nach der linken Seite.

Darauf kamen wieder Versuche zur Beobachtung, wenn auch seltener, wo der Schwanz nach der Seite des Reizes ausschlug, d. h. wo sich das Resultat des Versuches umkehrt.

Ein Verständniß für die Ausnahme ist vielleicht in folgenden Beobachtungen zu sehen: Der Versuch wird inscenirt, wie das vorige Mal; der Schwanz entfernt sich vom Reize, wie gewöhnlich; jetzt entfernt man den Reiz und als Nachwirkung folgt ein Ausschlag des Schwanzes nach der Reizseite. Da bei allen diesen Versuchen die Erregbarkeit des Präparates, die man nicht beherrscht, eine hervorragende Rolle spielt, so könnte wohl sein, dass in jenen Ausnahmen nicht die primäre, sondern nur die secundäre Reizwirkung sich nach aussen geltend macht und in die Erscheinung tritt.

Uebrigens finde ich in meinen Notizen einen Versuch, wo der Schwanz nach einander beide Bewegungen ausführt, noch bevor der Reiz entfernt worden war.

Versuche, welche am *Triton cristatus* ausgeführt wurden, und welche besonders die Reizung des unteren Rumpfteiles betrafen, führten zu dem gleichen Resultate, dass neben dem vom Reize getroffenen Punkte zugleich Fuss und Schwanz reagirten; zugleich auch zu den mannigfachen Variationen, wie sie für den Feuersalamander geschildert worden sind.

Aufgefallen ist bei dem Wassersalamander, dass alle diese Bewegungen viel energischer und lebhafter erfolgen, als bei dem Erdsalamander; ebenso kommt es hier viel häufiger vor, dass die vom Rumpf bis zum Schwanz in dem einen Sinne ablaufende Bewegung sich in entgegengesetztem Sinne wiederholt, d. h. wohl die rhythmische Thätigkeit viel häufiger auftritt, als dort. Es ist dann weiter beobachtet worden, dass nicht allein der Hinterfuss derselben Seite, sondern zugleich auch jener der anderen Seite erhoben wurde.

In einem Versuche am Schwanze ist es vorgekommen, dass derselbe sich vollständig einrollte und zwar zunächst in entgegengesetzter Richtung zum Reize und darauf in gleicher Richtung. Ferner ist beobachtet worden, dass bei Reizung der Mitte des Schwanzes neben rhythmischer Bewegung desselben auch beide Hinterextremitäten bewegt werden, d. h. dass der Reiz sich auch nach vorn fortpflanzt, was bei dem Erdsalamander niemals beobachtet worden ist.

Es ist endlich auch bemerkt worden, dass auf Reizung des Rumpfes neben der Reaction an der Reizstelle eine Bewegung der diagonalen Vorderpfote auftrat, also wiederum eine Fortpflanzung der Erregung nach dem Vorderende hin stattfand.

§. 3.

Eidechsen.

Meine Notizen über die Eidechse sind nur spärlich, doch geht aus ihnen hervor, dass sich der Versuch im Wesentlichen wie beim Erdsalamander gestaltet, nur muss man als Reiz directes Sonnenlicht benutzen, da reflectirtes Sonnenlicht die Reizschwelle nicht erreicht. Uebrigens berichtet auch Schiff, bei Reizung des Eidechsenschwanzes durch ein brennendes Zündhölzchen eine S-förmige Krümmung desselben gesehen zu haben (vergl. Schiff, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie 1858 bis 1859, S. 221).

Zum Vergleiche führe ich noch einige Versuche an dem uns bekanntesten Objecte, dem Frosche, an; Versuche, welche unter sonst gleichen Bedingungen am kopflosen Rumpfe und den Extremitäten mit directem Sonnenlichte ausgeführt worden sind.

Wirft man das Lichtbild auf den Rumpf, so habe ich eine Reaction weder an diesem, noch an den Extremitäten gesehen. Reizung des Oberschenkels gab hingegen Erhebung der Extremität und zugleich Bewegung im Kniegelenke. Reizung am Unterschenkel giebt das gleiche Resultat. Reizung am Fuss: Bewegung desselben. Ein anderes Mal giebt Reizung des Fusses Bewegung im Hüft- und Kniegelenke, also wie die erste Reizung am Oberschenkel.

Der Reiz ging niemals auf die andere Seite über und niemals kam es zu Wischbewegungen, sondern es blieb immer nur bei den einfachen Beugebewegungen.

§. 4.

Schlussfolgerungen.

Wenn wir unsere Reflexversuche bei den Fischen, den Amphibien und Reptilien nochmals durchmustern, so findet man, dass eine Uebereinstimmung zwischen den einzelnen Thierclassen nicht besteht, dass schon innerhalb der Fische, und gerade bei diesen, die grössten Unterschiede vorkommen, nicht minder auch zwischen diesen und den über ihnen stehenden Classen; endlich aber auch Unterschiede innerhalb der Classen selbst, z. B. innerhalb der Amphibien, je nachdem es sich um geschwänzte und ungeschwänzte Amphibien handelt.

Nehmen wir zunächst den Frosch heraus und betrachten den Reiz, der eben die Schwelle erreicht, d. h. den Reiz, der die erste Be-

wegung erzeugt, so ist das stets eine Bewegung, welche in der Höhe des Rückenmarkes sich abspielt, wo die sensiblen Nerven in das Rückenmark eintreten, was man wohl auch so ausdrücken darf, dass der ganze Vorgang der Erregung und Bewegung auf eine Metamere beschränkt bleibt, in einer Metamere sich abspielt.

Vergleichen wir hiermit den Haifisch, so ist der Vorgang ein ganz anderer: jeder wirksame Reiz erzeugt eine Erregung, die durch das ganze Rückenmark abläuft und in der wellenförmigen Bewegung der ganzen Leibesmuskulatur uns sichtbar wird; mag der primäre Reiz am vorderen oder hinteren Körperende angreifen.

Frosch und Haifisch sind in dieser Beziehung die äussersten Gegensätze und alle anderen Fälle liegen zwischen diesen beiden Grenzpunkten. In der Mitte zwischen diesen Extremen liegen die Resultate bei den geschwänzten Amphibien und den Reptilien, wo der Reiz wesentlich in hinteren, den Hinterextremitäten benachbarten Punkten ebenfalls eine Bewegung erzeugt, welche sich über den Reizpunkt hinaus fortpflanzt.

Was den Aal anbetrifft, so spricht die am Rumpfe gemachte Beobachtung (Reizstelle ist abwechselnd concav und convex) ebenfalls dafür, dass der Reiz in dieser Erregung über den ersten Angriffspunkt hinausgeht, insofern als wir diese Erscheinung nur bei den Thierarten haben auftreten sehen, wo die erzeugte Bewegung sich weiter fortpflanzt. Einen weiteren Anhaltspunkt für dieses Verhalten hätten wir in dem Pendeln des Schwanzes sehen können, indess wurde der Versuch am Schwanze nur am Schlusse einer Versuchsreihe gemacht, in einem Augenblick, wo man annehmen musste, dass die Erregbarkeit daselbst im Abnehmen begriffen war. Zur Zeit als jene Versuche gemacht worden waren, ahnte ich den Zusammenhang der Dinge noch nicht in dem Maasse, um die Versuche so zu disponiren, dass sie in ausreichender Weise zur Beantwortung aller hier vorliegenden Fragen benutzt werden könnten. Das soll in Zukunft noch geschehen, unter Benutzung einfacherer Methoden und vor Allem an Präparaten mit möglichst hoher Erregbarkeit.

Wenn also auch die vorliegenden Versuche noch einer Ergänzung bedürfen, so sind doch bestimmte Zeichen dafür da, dass auch beim Aale eine Ausbreitung der Erregung über den Reizort hinaus stattfindet.

Das Neunauge scheint sich zu verhalten wie der Haifisch, doch wären Versuche in etwas grösserer Zahl auch hier wünschenswerth.

Es steht demnach fest, dass die Reflexerscheinungen am Rückenmark der Thiere aus den verschiedenen Thierklassen sich durchaus verschieden verhalten, so zwar, dass die auftretende Bewegung das eine Mal, z. B. beim Frosch, sich auf die Stelle beschränkt, auf welche der

Reiz eingewirkt hat, während in anderen Fällen die Bewegung sich über einen weiteren Theil des vom Rückenmark innervirten Gebietes ausbreitet.

Bevor wir zu weiterer Fragestellung übergehen, möchte ich noch einen Einwurf näher beleuchten, der aus der angewendeten Methode abgeleitet werden könnte. In der That ist nämlich der zu den Versuchen angewendete Reiz nicht stets der gleiche, während zu gleicher Zeit die Bedingungen der Reizaufnahme (die vollkommen verschieden gebaute Haut vom Haifisch, Aal, Salamander, Eidechsen u. s. w.) ebensowenig gleich sind; Factoren, die eigentlich für vergleichende Versuche entweder gleich oder in einem bekannten Verhältnisse vorhanden sein sollten. Während es keine Schwierigkeit hat, eine constante und gleichmässige Wärmequelle als Reiz herzustellen (z. B. ein Platinplättchen, das auf elektrischem Wege zum Glühen gebracht wird, womit ich ebenfalls eine Anzahl von Versuchen gemacht habe), ist die Aufnahmefähigkeit resp. die Erregbarkeit der verschiedenen Hautbedeckungen nicht zu verändern. Allen diesen Schwierigkeiten begegnet man, wenn man für jeden Fall die Reizschwelle aufsucht, resp. die eben auftretenden Bewegungen mit einander vergleicht, so dass der Ausdruck für die hier gefundenen Thatsachen besser so zu fassen ist: Wenn auf den Wärmereiz eine Bewegung auftritt, so bleibt dieselbe beim Frosch auf die gereizte Metamere beschränkt, während sich dieselbe beim Haifisch über alle vorhandenen Metameren fortpflanzt; dazwischen liegen die übrigen Fälle.

Fragen wir nunmehr nach dem Sinne dieser verschiedenen Reactionsfähigkeit des Rückenmarkes der verschiedenen Thierclassen, so erinnere ich an eine andere, von mir festgestellte Reihe von Thatsachen, welche unter den Begriff der Locomobilität der Metameren fällt. Unter Locomobilität habe ich verstanden, die Fähigkeit der Metameren, den adäquaten Reiz mit einer Ortsbewegung zu beantworten. So hatte ich festgestellt, dass das Rückenmark des Frosches gar nicht locomobil ist, d. h. alle vom Rückenmark abhängigen Bewegungen sind niemals Ortsbewegungen, hingegen ist das Rückenmark des Haifisches in allen Metameren locomobil, d. h. jeder Reiz führt bei dem Haifischrückenmarke zu einer Ortsbewegung und zwar sowohl bei Reizung des Rückenmarkes im Ganzen, wie in einzelnen Metameren desselben.

Was das Rückenmark der Eidechse anbetrifft, so ist dasselbe nur in seinem hinteren Theile locomobil, wie im ersten Theile berichtet worden ist. Ueber die Salamander fehlten überhaupt solche Erfahrungen, bis neuerdings Herr Pompilian unter den Augen von Ch. Richet in Paris für den Triton genau dasselbe Experiment be-

schreibt, d. h. er findet, dass das Hintertheil des Thieres, vom Vordertheile getrennt, in spontane Bewegungen rhythmischen Charakters verfällt. Nach der ganzen Beschreibung handelt es sich fraglos um Ortsbewegung und um die gleiche Erscheinung, die ich bei der Eidechse schon vor Jahren dargestellt habe. Auch die Erklärung, welche die Pariser Forscher geben, fällt principiell mit der meinigen zusammen, indem sie annehmen, dass diese Bewegungen einem schon vorhandenen automatischen Apparate angehören¹⁾.

Ich habe oben bei den Fischen den hinteren Theil des Aales mit seinen locomobilen Metameren zu erwähnen unterlassen, weil, wie ich dort schon bemerkte, die Versuche über die Reflexe nicht hinreichend ausgiebig und zahlreich vorhanden waren.

Indess wir haben Thatfachen genug, um den Schluss machen zu können, dass überall da, wo das Rückenmark aus locomobilen Metameren besteht, der peripher einwirkende Reiz nicht auf die gereizte Metamere beschränkt bleibt, sondern sich über alle oder mehrere Metameren fortpflanzt, je nachdem die Locomobilität im ganzen Rückenmark oder nur in Theilen desselben erhalten ist.

Im Grunde genommen sind diese beiden Reihen von Erscheinungen nur der Ausdruck ein und desselben Erregungsvorganges im Rückenmark, der nach aussen in zwei Formen auftritt, weil die äusseren Bedingungen verschiedene sind und die Intensität des Reizes nicht ohne Einfluss sein dürfte. Ich meine, dass der vertical aufgehängte Rumpf des Haifisches z. B., den ein Wärmereiz trifft, unter dieser Bedingung eben nur mit einer Contractionswelle antwortet, während derselbe Rumpf, wenn er im Wasser liegt und z. B. mechanisch gereizt wird, in eine regelrechte Schwimmbewegung übergeht, wobei die Reibung gegen das Wasser oder gegen die feste Unterlage des Bodens den peripheren Reiz fortwährend erneuert.

Auf diese Weise haben wir zwei Methoden, um die Locomobilität des Rückenmarkes zu untersuchen. Ob die eine schärfer ist als die andere, möchte ich heute nicht entscheiden; dazu müsste noch mehr Beobachtungsmaterial gesammelt werden. Aber soviel ist gewiss und ich möchte das nochmals hervorheben, dass wie die Locomobilität des Rückenmarkes phylogenetisch von vorn nach hinten abnimmt (und nicht umgekehrt!), so nimmt vielleicht innerhalb ein und desselben Rückenmarkes die Erregbarkeit gegen jeden Reiz gleichfalls von vorn nach hinten resp. vom Kopf- nach dem Schwanzende hin ab.

¹⁾ L. c. pag. 16.

§. 5.

Vom Rückenmark der Säugethiere und der Vögel.

Bisher haben wir Kenntniss genommen vom Rückenmarke der Wirbelthiere bis hinauf zu den Reptilien resp. der Eidechse; es bleiben noch die beiden oben bezeichneten Classen übrig.

Was das Rückenmark der Säugethiere anbetrifft, so ist aus den Versuchen von F. Goltz, wenigstens am Hunde, bekannt, dass dessen Metameren weder Locomobilität besitzen, noch dass periphere Reize sich über weitere Metameren ausbreiten (alle diese Beobachtungen analog gedacht zu unseren Versuchen an Fisch, Frosch und Eidechse).

Das Rückenmark des Menschen verhält sich genau ebenso, wie man aus vielfachen Publicationen in der Literatur ansehen und wie ich aus eigener Beobachtung bestätigen kann. Diese Beobachtungen betreffen Unglücksfälle, bei denen Menschen aus mehr oder weniger grosser Höhe herabgefallen sind und einen Wirbelbruch mit totaler Zerreissung des Rückenmarkes im oberen Theile erlitten haben, ohne andere wesentliche Verletzungen; insbesondere war bei den noch viele Wochen Lebenden das Bewusstsein völlig ungetrübt, so dass sie auf alle Fragen richtig Auskunft geben konnten.

Was die Gruppe der Vögel anbetrifft, so liegen aus neuerer Zeit hierüber Versuche von J. v. Tarchanoff und R. Dubois vor, deren Literatur ich oben schon angegeben habe. Jener beschreibt seinen Versuch folgendermaassen: „Wenn man bei einer Ente künstliche Athmung einleitet, das Halsmark in der Höhe des dritten bis vierten Halswirbels durchschneidet und darauf den Hals vollständig oberhalb dieser Stelle abtrennt, nachdem man um denselben eine Ligatur gelegt hat, um die Verblutung zu vermeiden, so erhält man ein Thier, das, wenn man es reitend auf eine horizontale Holzstange setzt und es mit frei herabhängenden Füßen darauf leicht befestigt, eine Reihe von völlig coordinirten Schwimm-, Flug-, Schwanz- und Halsbewegungen macht, die sich periodisch wiederholen, ohne jeden äusseren Grund. Diese Bewegungen hören für einige Zeit auf, um von Neuem wieder zu beginnen, wie es scheint, ganz automatisch. Bringt man das Thier ins Wasser, so behauptet es sein Gleichgewicht und fährt fort zu schwimmen, öfter auch Flugbewegungen zu machen, wie ein normales Thier. Bringt man dieses Thier auf den festen Boden, so fällt es sofort hin“.

Wenn man diese Ente während der Ruhe peripher tactil reizt, so treten Schwimm- oder Flugbewegungen auf, bei peripherer Reizung während der Bewegung tritt umgekehrt Ruhe ein. (Dasselbe hatte Tarchanoff auch bei der Eidechse gesehen.)

Diese Versuche gelingen am besten bei der Ente, während andere Vögel, wie Hühner, Hähne, Tauben, Raben u. a. sehr viel rascher zu Grunde gehen.

Gegen die Ansicht, dass eine enthauptete Ente ihr Gleichgewicht wohl auf dem Wasser, aber nicht auf dem festen Boden behaupten könne, erhebt sich R. Dubois und führt den Gegenbeweis in folgendem Versuche¹⁾: „Ich köpfte eine Ente mit einem Beilhiebe, welche angesichts eines 4 bis 5 m entfernten Wassertümpels aufgestellt war. Das kopflose Thier ging geradeaus auf den Tümpel los, theils laufend, theils fliegend, warf sich in denselben und setzte dieselben coordinirten Bewegungen im Wasser fort.“ Der Autor betont nochmals, dass die geköpfte Ente ihr Gleichgewicht auch auf festem Boden erhalten könne, was im Uebrigen eine ganz landläufige Erfahrung wäre.

Letzteres scheint richtig zu sein, wie ich einem Vortrage meines verehrten Collegen H. Kronecker in Bern entnehme, den derselbe etwa 7 Jahre vor der Publication jener beiden Forscher gehalten hat. Derselbe sagt²⁾: „Uralte ist die Erfahrung, dass der Rumpf vieler Thiere nach der Enthauptung sich noch eine Weile scheinbar willkürlich bewegt. Der Kaiser Commodus soll sich oft daran vergnügt haben, im Cirkus den laufenden Straussen mit sichelförmig geschärften Pfeilen den Kopf abzuschneiden, wonach die Thiere bis ans Ziel weiterliefen. Lametrie erzählt Aehnliches von kalekuttischen Hühnern, Cuvier von Enten (Oeuvres de Legallois, Paris 1824, p. 41). Ich selbst habe als Knabe oftmals im Hühnerhofe geschlachtete Tauben und Truthühner ohne Kopf flattern und laufen sehen. Es erschien mir daher nicht so wunderbar, dass die von Steiner geköpften Haifische noch regelrecht schwimmen.“

Indess muss ich doch bekennen, dass unter den Versuchen an Vögeln jener von Tarchanoff insofern am meisten befriedigt, als er mit voller Sicherheit erkennen lässt, dass nichts vom Nackenmarke stehen geblieben ist; was man den anderen Beobachtungen, wo der Kopf einfach abgeschlagen wird, nicht in gleicher Weise nachsagen kann.

Jedenfalls geht aus diesen Versuchen hervor, dass das Rückenmark der Vögel (in specie der Enten) aus lauter locomobilen Metameren besteht, wie ich es ausdrücke, und dass die Vögel sich darin erweisen als eine Gruppe, welche direct im Stamme der Wirbelthiere steht und nicht seitwärts von demselben; eine Stellung, welche ihnen die Morphologie ebenfalls schon lange anweist.

Im Uebrigen ist der Versuch genau so zu verstehen, wie jener bei

¹⁾ L. c. p. 528.

²⁾ H. Kronecker, Altes und Neues über das Athmungscentrum. Deutsche med. Wochenschrift 1887, S. 785 f.

der Eidechse; er steht in der That aber mit dem analogen Versuche beim Haifische auf einer Stufe, dessen Rückenmark sich ebenfalls aus lauter locomobilen Metameren zusammensetzt, wie das des Vogels. Und auch darin gleichen sich die beiden Versuche, dass einfache, tactile Erregungen der Körperoberfläche jene Locomotionen auslösen; aber während es bei dem Vogel die hohe Erregbarkeit des Warmblüters ist, dürfte es beim Haifische die primitive Natur des Rückenmarkes sein, welches die Auslösung auf diesem Wege ermöglicht. Auch hierin liegt ein Beweis dafür, dass es sich um keine vom Centrum ausgehende Hemmung handelt. Endlich erscheint es nicht ausgeschlossen, dass man beim Vogel, in gleicher Weise, wie ich es beim Haifisch gesehen habe, auf der Grenze vom Nacken- und Halsmark eine Zone finden dürfte, deren Quertheilung die Locomotion zunächst vernichtet.

Drittes Capitel.

Zur Kritik und Abwehr.

Seit dem Erscheinen der ersten Hefte dieses Werkes im Jahre 1885 und 1888 sind eine Reihe von Arbeiten veröffentlicht worden, welche meine experimentellen Angaben bestätigen, theilweise aber auch bestreiten und an ihre Stelle neue Funde setzen, von denen uns hier diejenigen am meisten interessiren, die darauf ausgingen, die Theorie zu widerlegen, welche ich über den Innervationsvorgang der animalen Bewegung für die verschiedenen Thierclassen entwickelt habe.

Unbeirrt um alle diese Angriffe, habe ich mein experimentelles Material weiter verarbeitet und bisher kein Wort der Abwehr verlauten lassen. Daraus erwuchs mir allerdings der Nachtheil, dass vielfach geglaubt wurde, ich hätte Nichts zu entgegnen und so schien auch meinen Gegnern das Recht zu verbleiben, da sie das letzte Wort behalten hatten. Auf der anderen Seite hatte ich aber den Vortheil, dass mir die gegnerischen Arbeiten selbst Material lieferten, aus dem ich Mittel gewann, um zu zeigen, wie meine Theorien an keiner Stelle widerlegt worden sind. Da ich mit dem vorliegenden Hefte diese Sammlung von Arbeiten vorläufig abzuschliessen gedenke, so musste ich mein Schweigen brechen.

Ich werde im Allgemeinen die betreffenden Arbeiten chronologisch anführen, doch aber von diesem Grundsatz abgehen, wenn es zweckmässig sein sollte, ein anderes Verfahren zu befolgen.

Zunächst erschien im Jahre 1887 aus dem Strassburger Laboratorium (Prof. Goltz) eine Arbeit von Schrader über das Froschhirn¹⁾, in welcher derselbe mittheilt, dass man „die ganze Medulla bis zur Spitze des *Calamus scriptorius* entfernen kann und doch noch völlig coordinirte Locomotion erhält“. Zum Theil führte Schrader den Versuch auch so aus, dass das Nackenmark nur quer durchgeschnitten wurde, ohne Entfernung des davorliegenden Schädelinhaltes. Dieser Versuch könnte in der That geeignet erscheinen, um meine

¹⁾ Schrader, Max E. G., Zur Physiologie des Froschgehirns (Vorläufige Mittheilung). Pflüger's Archiv 1887, Bd. 41, S. 75 bis 90.

Annahme eines allgemeinen und dominirenden Bewegungscentrums, das in der Mittelhirnbasis und dem vorderen Nackenmarkabschnitte seinen Sitz hat, zu widerlegen. Indess hatte ich schon ein Jahr vor dem Erscheinen der Schrader'schen Arbeit selbst gefunden, dass das Rückenmark des Haiisches, losgelöst vom Kopfe, einer ausgiebigen Locomotion fähig ist, und ich hatte sogar, im Anschluss an die Bestimmungen der vergleichenden Anatomie, diese Eigenschaft des Haiisfischrückennarkes als die fundamentale Eigenschaft des Rückenmarkes der Urfische ausdrücklich festgesetzt. Unter diesen Umständen war jenes allgemeine Bewegungscentrum nicht mehr zu erschliessen aus den beim Frosch von mir gefundenen Thatsachen, sondern aus der Beobachtung, dass nur die einseitige Abtragung oder Verletzung jener Hirnregion ausnahmslos von derjenigen Form der Zwangsbewegung gefolgt war, welche ich als Kreisbewegung (*Mouvement de manège* — *Flourens*) zu bezeichnen vorgeschlagen habe — im Gegensatz zu der ebenso von mir festgestellten Thatsache, dass trotz der vorzüglichen Locomotionsfähigkeit jenes Rückenmarkes keine seiner Metameren nach einseitiger Verletzung jene Kreisbewegung giebt. Daraus folgt logischer Weise, dass jene Metamere des Kopfes (es können eine oder einige sein, die eine physiologische Einheit darstellen) eine leitende Rolle, eine Führung des Thieres übernommen hat, welcher die übrigen Metameren zu folgen haben¹⁾: Allgemeines Bewegungscentrum, Hirncentrum oder führende Metamere sind demnach nur verschiedene Bezeichnungen ein und desselben Verhältnisses.

Hiermit ist jenes Centrum von Neuem und besser fundirt, als es nach den Froschversuchen noch sein konnte.

Was jenen Versuch von Schrader betrifft, so giebt er an, seine Frösche drei bis vier Monate beobachtet zu haben; leider unterlässt er zu sagen, wieviel Zeit nach der Operation vergehen musste, bis der Frosch ohne Nackenmark Ortsbewegungen machte. Meine Frösche wurden nur bis zu acht Tagen beobachtet. Ich glaube aber nicht, dass es allein die Zeit ist, aus welcher die Differenz im Resultate folgt. Es bleiben hier noch einige merkwürdige Erscheinungen aufzuklären, unter denen ich vor Allem erwähnen möchte jenen von Schrader beschriebenen Bewegungsdrang, in welchen jene Frösche ohne den vorderen Theil des Nackenmarkes verfallen und in dem sie „die senkrechte 18 cm hohe, glatte Blechwand (eines Behälters) geschickt überklettern“, d. h. eine Leistung vollbringen, die sie mit dem vor-

¹⁾ In dem Hefte über die Fische, S. 36, habe ich schon auf den Schrader'schen Einwand in einer Fussnote geantwortet, mir Weiteres auf das Erscheinen seiner ausführlichen Arbeit vorbehaltend, die nicht mehr erschien, da inzwischen der strebsame Forscher leider seinem Berufe zum Opfer gefallen ist.

dersten Theile des Nackenmarkes nicht mehr erreichen, da nach meinen, von Schrader bestätigten Angaben der Kletter- oder Balancirversuch mit der Abtragung des Mittelhirns definitiv verschwindet. Während die Locomotionsfähigkeit bestehen bleibt, nimmt dieser „Bewegungsdrang“ wieder ab, wenn man sich mit der Abtragung des Nackenmarkes dem *Calamus scriptorius* nähert.

Uebrigens ist diese Beobachtung nicht ganz neu, denn Fano hat bei Schildkröten, die er im Nackenmarke operirt hatte, mehrere Jahre früher den gleichen Bewegungsdrang gesehen und deshalb in jene Gegend einen „Nodo deambulatorio medullare“ verlegt. Da der Weg, welchen seine Schildkröten zurücklegten, Kreisbahnen waren, so habe ich zu jener Zeit angenommen, dass es sich um zwangsweise Kreisbewegungen handelte. Ich will damit nicht behaupten, dass in den Froschversuchen es sich ebenfalls um Kreisbewegungen handelt, aber die Aehnlichkeit dieser beiden Versuchsreihen an Schildkröte und Frosch, gerade mit Bezug auf den Bewegungsdrang, ist unverkennbar und deshalb wollte ich hier auf jene Schildkrötenversuche hinweisen.

Auch sonst fehlt es auf diesem Gebiete nicht an Beobachtungen, die leicht zu Missverständnissen Veranlassung geben. So berichtet H. E. Hering, der im Interesse ganz anderer Versuche seinen Fröschen die *Med. oblongata* 1 bis 2 mm über dem *Calamus scriptorius* durchschnitten hatte, unter Anderem Folgendes¹⁾: „Uebrigens habe ich diese Frösche ohne nachweisbare Veranlassung springen sehen, wobei der Sprung nur durch die synchrone Streckung beider Hinterextremitäten erfolgte, während ich die vorderen Extremitäten nicht am Sprunge betheiligt sah.“ Der unbefangene Leser bekommt den Eindruck, dass es sich hier um Locomotionen handelt, während es in der That jene Sprünge sind, die selbst ein frisches galvanisches Präparat noch machen kann, wenn die beiden Hinterbeine gelegentlich durch denselben Reiz plötzlich mit grosser Kraft gestreckt werden (siehe Schiff's Physiologie).

Im Jahre 1892 macht uns Danilewsky mit Versuchen am *Amphioxus* bekannt, die in ihrem Resultate indirect meiner Theorie entgegentretten²⁾. Er beschreibt folgenden Versuch: „Durchschneidet man das ganze Thier (*Amphioxus*) quer durch in zwei Hälften, so bemerkt man mitunter in dem vorderen Theile noch „willkürliche“ Bewegungen; bald biegt sich, bald streckt sich dasselbe (ohne Loco-

¹⁾ H. E. Hering, Ueber die nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln auftretende Bewegungslosigkeit des Rückenmarksfrosches. Pflüger's Archiv, Bd. 54, S. 614.

²⁾ Danilewsky, Zur Physiologie des Centralnervensystems vom *Amphioxus*. Ebenda 1892, Bd. 52, S. 393 bis 401.

motion) ohne sichtbaren äusseren Reiz. Diese leichten, langsamen Bewegungen erinnern eher an willkürliche als an Reflex- resp. Antwortbewegungen. Die hintere Hälfte *ceteris paribus* dagegen bleibt die ganze Zeit vollkommen „unbeweglich“. Danilewsky glaubt also, dass das Vordertheil des Thieres noch willkürliche Bewegungen macht; eine Beobachtung, die ich wohl auf sich beruhen lassen könnte, da ich in meinem Versuche am *Amphioxus* nicht das Auftreten von Willkürbewegungen verfolgt habe, sondern nur die ganz einfache Beobachtung zu machen hatte, ob diese Amphioxusstücke noch Ortsbewegungen machen, gleichviel ob dieselben auf Reiz oder ohne einen solchen auftreten. Bedeutungsvoll für mich wird die Arbeit aber erst durch ihre Schlussfolgerungen. Nachdem Danilewsky noch weitere Versuche etwa der gleichen Art gemacht hat, kommt er zu folgender Ableitung: „Aus diesen Beobachtungen halte ich mich für berechtigt den Schluss zu ziehen, dass in dem vordersten Theile des Markes — im „Gehirn“ der Autoren — die Centren der willkürlichen Bewegung gelegen sind.“ Ich bin dagegen der Ansicht, dass der *Amphioxus* kein Gehirn besitzt, sondern aus gleichwerthigen, locomobilen Metameren zusammengesetzt ist. Allerdings habe ich schon in meinem Buche über die Fische (S. 84) auf die Schwäche meiner Argumentation aufmerksam gemacht, die daraus folgt, dass man beim *Amphioxus* keine einseitigen Durchschneidungen seines Nervensystems ausführen kann; der von mir gemachte Schluss also nicht bindend ist. Erst die entsprechenden Versuche an den Anneliden bringen hier Gewissheit, worauf ich an geeigneter Stelle ebenfalls hingewiesen habe (s. Evertibraten, S. 89).

Was die Beobachtung von Danilewsky an und für sich betrifft, so kann ich das Urtheil über jene Willkürbewegungen getrost dem Leser überlassen, indem ich für Diejenigen, welche den *Amphioxus* nicht aus eigener Anschauung kennen, nur die von mir schon früher gemachte Bemerkung wiederhole (s. Fische, S. 41), dass dieses merkwürdige Thier nur die eine Bewegung kennt, zu entfliehen, wenn man es reizt. Wer will unter diesen Umständen sagen, was willkürlich ist? Demnach dürfte der Schluss von Danilewsky nicht mehr zu Recht bestehen und ist daher auch nicht geeignet, meine Ansicht von dem Nervenmechanismus des *Amphioxus* zu widerlegen.

In den Jahren 1892 und 1893 erschienen einige Arbeiten von A. Bickel über das Nervensystem vom *Amphioxus*, vom Aal, vom Frosch und einigen Säugethieren¹⁾, welche nicht sowohl gegen meine Theorie gerichtet sind, die aber mit meinen eigenen Versuchen am *Amphioxus*

¹⁾ A. Bickel, Beiträge zur Lehre von den Bewegungen der Wirbelthiere. Pflüger's Archiv 1892, Bd. 65; und Beiträge zur Rückenmarkphysiologie des Aales. Ebenda 1893, Bd. 68.

und am Aal in einer Weise umspringen, dass ich den Leser darüber etwas aufklären muss. Auf Seite 236 der ersten Arbeit heisst es: „Erst mir gelang es, am Aal und am Frosch auf eine vollkommen einwandsfreie Methode zu zeigen, dass das Rückenmark in der That die Fähigkeit besitzt, spontane Bewegungen in unserem Sinne ¹⁾ auszuführen.“ Niemand dürfte dem Herrn Verfasser den Ruhm dieser Entdeckung streitig machen, ganz gewiss wird das von mir nicht geschehen! Auf Seite 235 aber sagt Bickel: „Am *Amphioxus* und an Fischen experimentirte Steiner. Doch sind seine Versuche nicht beweisend, da er die Thiere nicht am Leben erhielt und man so annehmen kann, dass durch die Operationswunde die Nervencentren künstlich erregt werden. In diesem Falle hätten wir dann einen nachweisbar directen Reiz.“ Und weiter auf Seite 238: „Aber wir haben am Aal und am Frosch Resultate einwandsfreier Versuche gebracht; diese Versuche an höheren Thieren sind es, welche uns erlauben, auch die Ergebnisse der weniger exacten Experimente an den niederen Thieren, wie sie von Steiner angestellt wurden, als gültig anzusehen, da beide Versuchsergebnisse mit einander übereinstimmen.“ Nun hat ja jeder Autor das Recht, die Versuche seines Vorgängers zu verwerthen, aber ich muss doch ganz entschieden gegen ein Verfahren protestiren, das meine Versuche, die der Verfasser vollkommen bestätigt, in den Augen des nicht orientirten Lesers für minderwerthig erscheinen lässt, weil sie seinen Fragestellungen nach der spontanen Beweglichkeit nicht entsprechen, während sie doch meine Frage, ob das Aalrückenmark noch Ortsbewegungen macht, vollkommen und ausreichend bejaht haben. Dass meine Ergebnisse schliesslich doch noch Gnade finden und als beweisend erachtet werden, auch für jene Fragestellung, kann an meiner Missbilligung jenes Gebahrens nichts ändern, da diese ganze Darstellung eben nicht honett ist²⁾.

Aus dem Jahre 1891 stammen zwei Arbeiten von Loeb, denen sich eine weitere im Jahre 1894 anschliesst, die hier besprochen werden müssen³⁾. Aus der ersten Arbeit interessirt uns die Thatsache, dass

¹⁾ „In unserem Sinne“ entspricht einer eigenen philosophischen, an Kant angelehnten Definition, die von unserer landläufigen Auffassung von Spontaneität abweicht.

²⁾ Was übrigens diese „spontanen Bewegungen des Aalrückenmarkes“ betrifft, so möchte ich den Leser ohne weiteren Commentar auf meine Versuche am Rückenmark der Eidechse, sowie deren Interpretation im Verein mit den Beobachtungen von Tarchanoff und R. Dubois verweisen (s. oben S. 21).

³⁾ Loeb, J., Ueber Geotropismus bei Thieren. Pflüger's Archiv 1891, Bd. 49, S. 175. Ueber den Antheil der Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und associirten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten. Ebenda 1891, Bd. 50, S. 66. Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Ebenda 1894, Bd. 56, S. 247.

Haifische, denen beide *Nn. acustici* durchschnitten oder die beiderseitigen Otolithen entfernt worden sind, die normale Bauchlage beim Schwimmen nicht mehr einhalten können, sondern mit nach oben gekehrtem Bauche schwimmen. Der Verfasser nennt diese Erscheinung im Anschluss an gewisse Vorkommnisse bei Pflanzen und Thieren Geotropismus. In der zweiten Arbeit kommt er an der Hand noch weiterer Versuche zu folgendem Schlusse: „Die Bedeutung des Mittelhirns und gewisser Theile der *Medulla oblongata* für Zwangsbewegungen, Zwangslagen und associirte Stellungsänderungen der Bulbi und Flossen beruht auf dem Umstande, dass diese Theile Akusticusbestandtheile enthalten.“

In beiden Arbeiten werden neben einer Anzahl eigener Versuche auch die Versuche, die von mir an Haifischen gemacht worden sind, wiederholt und überall bestätigt. Soweit ist Alles gut gegangen, erst in der dritten Arbeit giesst Herr Loeb die ganze Schale seines Unmuthes über mich aus; erst da scheint er sich zu der Erkenntniss durchgerungen zu haben, dass meine Theorien mit Stumpf und Stiel ausgerottet werden müssen. Nachdem er meine Definition des Gehirns wörtlich angeführt hat, lässt er sich des Weiteren also vernehmen: Diese Definition Steiner's führt zu zwei neuen Folgerungen. Zunächst die, dass das Grosshirn beim Menschen nicht zum Gehirn gehört, da ja bekanntlich einseitige Zerstörung desselben keine Zwangsbewegung herbeiführt. Steiner selbst hat das bemerkt. Er hat nämlich vermittelst seiner Definition gefunden, dass der Octopus „ein Grosshirn besitzt“, „aber kein Gehirn“. „Kein Gehirn zu besitzen, aber ein Grosshirn, klingt befremdlich und sogar paradox, aber vielleicht nur, weil wir einen solchen Fall bisher nicht erlebt haben.“ Die zweite nothwendige Folgerung aus Steiner's Definition ist die, dass das Ohr ein Gehirn ist. Diese Folgerung ist zwar von Steiner nicht gezogen worden, aber sie ist unabweisbar, denn erstens ruft einseitige Exstirpation des Ohres Zwangsbewegungen hervor und zweitens ist der Hörnerv ein „höherer“ Sinnesnerv. Steiner setzt auch ferner voraus, dass doppelseitige Zerstörung eines Organs, dessen einseitige Zerstörung Kreisbewegungen hervorruft, die spontanen Progressivbewegungen unmöglich macht. Zwangsbewegungen kann man beim Haifisch vom Nackenmark aus auslösen und hier liegt nach Steiner auch das „allgemeine Bewegungscentrum“ dieses Thieres. Steiner selbst aber hat gezeigt, dass ein Haifisch nach Verlust des ganzen Nackenmarkes sich noch spontan bewegt...

Allein es ist nicht die Aufgabe der Physiologie, eine Definition für ein Organ zu finden, sondern es interessirt uns, die Function des betreffenden Organes zu kennen.

So viele Sätze hier angeführt sind, so viele Irrthümer und Missverständnisse finden sich zu meinem lebhaften Bedauern darin ausgesprochen. Denn es ist ein ganz unzweideutiger Irrthum, dass ein Haifisch nach Verlust des ganzen Nackenmarkes sich noch spontan bewegt. Ich habe allerdings gefunden, dass ein geköpfter Haifisch noch regelrecht schwimmt (s. Fische, S. 57), aber ich habe niemals behauptet, dass er spontan schwimmt; mir kam es nur darauf an, zu wissen, ob er Locomotion macht, während ich mich über spontan gar nicht geäußert habe — womit dieser Punkt wohl erledigt sein kann.

Wenn der Verfasser meint, dass es nicht Aufgabe der Physiologie ist, eine Definition für ein Organ zu finden, sondern es uns interessirt, die Function des Organs zu kennen, so muss ich diese Belehrung für meine Person ablehnen, da ich sowohl eine Reihe von Thatsachen neu aufgefunden, wie viele Versuche meiner Vorgänger wiederholt habe; dagegen möchte ich aber bemerken, dass der Versuch nicht in sich Endzweck, sondern dass er nur ein Mittel ist, um uns den Zusammenhang der Dinge zu erschliessen. Glauben wir genügende Erfahrungen gesammelt zu haben, so gehen wir dazu über, den Mechanismus, den wir studiren, zu construiren, worauf sich das Verständniß und event. eine Definition desselben ergibt. Aber trotz dieses von der Methode vorgezeichneten Weges bin ich nicht freiwillig daran gegangen, das Gehirn zu definiren, sondern erst, als mir im Experimente alle die Functionen unter den Händen schwanden, die wir sonst dem Gehirne zusprechen: das Grosshirn des Knochenfisches war ohne jede Function, das *Tectum opticum* war Grosshirn; das Grosshirn des Haifisches war Riechcentrum, also auch hier kein Grosshirn; weiter ein in seinen Functionen höchst reducirtes und nach Schrader sogar wieder inhaltsloses Grosshirn bei den Amphibien; ferner ein mächtiges Kleinhirn bei den Fischen, dasselbe Organ ganz winzig bei den Amphibien — da fragte ich mich, giebt es denn im Bereiche der Bewegung nicht irgend eine Erscheinung, welche durch die Wirbelthiere hindurch, wenigstens bis zu den Reptilien hinauf, ein für alle Mal an ein und denselben morphologisch feststehenden Hirntheil gebunden ist? Hier zeigte sich denn, dass es die Zwangsbewegungen, und unter diesen namentlich die Manöge- oder die von mir benannte Kreisbewegung ist, welche durch alle Wirbelthierclassen hindurch an ein und denselben Hirntheil gebunden ist, während das Rückenmark des Haies, trotz seiner ausgesprochensten Locomobilität davon nichts zeigt. Wie das Weitere hinzugekommen ist, habe ich an der betreffenden Stelle schon geschildert und brauche den Leser damit nicht weiter aufzuhalten. Also es war nicht etwa ein Sportbedürfniss, wie Loeb sich vorzustellen so freundlich ist, sondern die neuen Erfahrungen zwangen

mir die Aufgabe in die Hand, nach dem Inhalte des Gehirns in seiner einfachsten Form zu forschen und dafür eine möglichst einfache Formel zu finden, was man eben eine Definition nennt.

Der schwerste Irrthum beruht aber in der von Loeb gezogenen Schlussfolgerung, dass nach meiner Definition das Ohr Gehirn sei, da ja einseitige Durchschneidung des Hörnerven Zwangsbewegungen gebe. Zunächst muss ich, meine früheren Erörterungen ergänzend, hervorheben, dass ich allerdings stets allgemein von Zwangsbewegungen gesprochen habe, dass ich aber wesentlich die Kreisbewegung gemeint habe, weil mir diese in allen ihren Beziehungen, namentlich als Ausfallserscheinung, völlig klar und durchsichtig geworden, was für die Rollbewegung nicht galt, die mir häufig den Eindruck einer Reizerscheinung machte. Hauptsächlich der Kürze halber und weil ihre Kenntniss weit verbreitet ist, benutzte ich den Ausdruck Zwangsbewegungen, meinte aber die Kreisbewegung, was auch dem aufmerksamen Leser gewiss nicht entgangen sein wird. Wie ich heute über die Rollbewegung denke, werde ich in einem späteren Abschnitte noch darthun.

Wenn ich jetzt in die Definition an die Stelle des allgemeineren Ausdruckes Zwangsbewegung den speciellen Ausdruck Kreisbewegung zu setzen wünsche, so bleibt für Loeb der Standpunkt der gleiche, da nach seiner oben wörtlich wiedergegebenen Auffassung alle dem Mittelhirn zugehörigen Zwangsbewegungen ihre Ursache in dem Umstande finden, dass das Mittelhirn Akusticusbestandtheile enthält. Obgleich es meiner eigenen Auffassung entspricht, dass aus dem Akusticus-kern Bahnen centralwärts nach dem Mittelhirn gehen, um dort auf das allgemeine Bewegungscentrum einzuwirken, wie ich es auch von Opticusbahnen annehme, so werde ich doch beweisen, dass die Störungen nach einseitiger Abtragung des Mittelhirns und jene nach Zerstörung des Hörnerven oder seiner Endausbreitungen im Ohr verschiedenen Quellen ihren Ursprung zu verdanken haben.

1. Die zweckmässige Entfernung der Bogengänge beim Haifische ist, wie schon Sewall gesehen und ich näher bestimmt habe, nicht nothwendig von Gleichgewichtsstörungen gefolgt (siehe Fische, S. 119), während die einseitige Abtragung des Mittelhirns ausnahmslos zu Störungen führt.
2. Operirt man so, dass, wie ich ebenfalls gezeigt habe, nach Verletzung des Ohres Gleichgewichtsstörungen folgen, d. h. stelle ich mich selbst auf den Standpunkt meiner Gegner, so sind doch die Störungen nach einseitiger Abtragung des Mittelhirns und des benachbarten Nackenmarkes nach meinen eigenen Versuchen am Frosch und am Haifisch im Wesent-

lichen Kreisbewegungen, während die einseitige Zerstörung des Ohres resp. der Eintrittsstelle des Hörnerven in das Nackenmark wesentlich zu Rollbewegungen führt.

3. Nach Loeb's oben aufgeführtem Versuche entsteht nach doppelseitiger Durchschneidung des Hörnerven stets Geotropismus; die doppelseitige Abtragung des Mittelhirns giebt aber am Haiische keinerlei Gleichgewichtsstörung nach meinen von Loeb bestätigten Versuchen.
4. Wenn man, wie ich nachgewiesen habe, einen Hai köpft, der nach Abtragung der einen Mittelhirnhälfte wenigstens zehn Stunden lang im Kreise herumgeschwommen war, so setzt derselbe dieselbe Kreisbahn fort; wenn man dagegen einen Haiische köpft, der nach einseitiger Verletzung des mittleren Nackenmarkes resp. der Eintrittsstelle des N. acusticus charakteristische Rollbewegungen bis 24 Stunden lang gemacht hat, so setzt derselbe die Rollbewegung nicht fort, sondern schwimmt so, wie wenn er vorher ganz unversehrt gewesen wäre (s. Fische, S. 85 bis 87).
5. Die ganze grosse Gruppe der Arthropoden giebt nach halbseitiger Abtragung des Dorsalganglions oder der abgehenden dorsoventralen Commissur regelmässig und ausnahmslos dieselbe Kreisbewegung mit allen ihren besonderen Charakteren, wie wir sie bei den Wirbelthieren kennen, obgleich der bei mehreren Gruppen vorhandene Gehörapparat, einseitig zerstört, niemals irgend welche Gleichgewichtsstörung erzeugt. Die eine wie die andere Thatsache zeigt uns sämmtliche Autoren in erfreulicher Uebereinstimmung.

Aus diesen Thatsachen ist zu folgern, dass Loeb's oben wiedergegebene Auffassung ein Irrthum ist, es seien die nach Mittelhirnläsionen auftretenden Zwangsbewegungen davon abzuleiten, dass dort Akusticusbestandtheile lädirt werden.

Die Erklärung, welche ich den Zwangsbewegungen gegeben habe, ist in den Heften über Frosch und Fisch enthalten; insbesondere für die Kreisbewegung bleibt sie auch heute noch dieselbe.

Wenn Loeb endlich ausführt, dass nach meiner Definition das Grosshirn beim Menschen nicht zum Gehirn gehört, so zeigt er damit zu meinem grossen Bedauern nur, dass er den Sinn meiner ganzen Arbeiten und die Definition in ihrer Einfachheit gar nicht begriffen hat, denn ebenso gut, wie seine Behauptung, könnte man aufstellen, dass das *Tectum opticum* der Wirbelthiere, oder das Kleinhirn, sagen wir vorerst bis hinauf zu den Reptilien, nicht zum Gehirn gehören, weil ihre einseitige Abtragung keine Zwangsbewegung giebt. Die

Definition bezeichnet naturgemäss nur das Mindestmaass dessen, was ein Centraltheil haben muss, um Gehirn genannt werden zu können; reicht aber andererseits auch aus, um ein einfachstes Gehirn zu sein! Was ein Gehirn an Functionen noch haben kann, wenn es sich fortentwickelt, konnte in jener Definition gar nicht zum Ausdruck gebracht werden, weil sie sonst sehr bald zu eng werden dürfte. Die Möglichkeit der Entwicklung ist aber darin vorgesehen, da, wie ich an anderer Stelle schon ausgeführt habe, jedes Centrum eines höheren Sinnesnerven aus sich ein Grosshirn entwickeln kann und speciell das Grosshirn der Wirbelthiere, also auch das des Menschen, sich aus dem Riechcentrum entwickelt hat.

Hätte Loeb meine Arbeiten mit der nöthigen Aufmerksamkeit gelesen, so konnte ihm das Alles nicht entgehen und die Schmerzen, welche ihm der arme *Octopus* verursacht, der ohne Gehirn, nur mit Grosshirn ausgestattet, die Freuden und Leiden seines feuchtkalten Daseins zu geniessen verurtheilt ist, wären seiner thierfreundlichen Seele erspart geblieben.

In dem gleichen Jahre begegnen wir einer Arbeit von B. Friedländer über den Regenwurm¹⁾, in welcher sich derselbe der Kritik Loeb's über jene Definition anschliesst; zum Schluss indess bemerkt: Im Uebrigen aber bestätigen meine hierauf bezüglichen Versuche am Regenwurm die entsprechenden Versuche Steiner's an anderen Anneliden. Hoffentlich kommt der Verfasser an der Hand der obigen Ausführungen auch noch dahin, meine theoretische Auffassung der Dinge ebenso zu bestätigen, wie er es meinen Versuchen gegenüber gekonnt hat.

Im nächsten Jahre erscheint eine ausgedehnte Untersuchung von Frl. Cath. Schépiloff in Genf²⁾, aus welcher wir hier nur folgenden Versuch herausnehmen und näher beleuchten wollen. Es werden zwei Frösche am 15. Juli 1893 dadurch in Kreisbewegung versetzt, dass ihnen das rechte Mittelhirn vollständig entfernt wird. Die Kreisbewegung dauert ununterbrochen fort, nimmt aber an Intensität allmählich ab und ist im December desselben Jahres, d. h. nach circa fünf Monaten, so vollständig verschwunden, dass man diese Thiere von ihren unversehrten Genossen nicht mehr unterscheiden kann (S. 102 bis 103). Obgleich Schépiloff eine Regeneration von Nervensubstanz nicht für ausgeschlossen hält, so zeigte doch die Autopsie

¹⁾ B. Friedländer, Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Pflüger's Archiv 1894, Bd. 58.

²⁾ Schépiloff, Recherches sur les nerfs de la VIII^{me} paire crânienne et sur les fonctions du cerveau et de la moëlle chez les grenouilles etc. Mémoires de la société de physique et d'histoire naturelle de Genève T. XXXII, 1895.

jener beiden Thiere nichts von Regeneration; nur war die durch Entfernung des rechten Mittelhirns entstandene Lücke dadurch erheblich verkleinert worden, dass sich das dahinter liegende Nackenmark in dieselbe hineingedrängt hatte.

Zur Erklärung des interessanten Versuches sagt die Verfasserin Folgendes: Quel est le mécanisme de ce rétablissement des fonctions, il est difficile de le dire, je pense que c'est le nerf auditif du côté de la lésion, qui acquiert après quelque temps une prédominance plus grande (et ceci est un fait), et ainsi les sensations venant des deux labyrinthes s'égalisent; de là, symétrie de position et des mouvements.

Nachdem ich oben schon gezeigt habe, dass diese Auffassung eine irrig ist, scheint mir dieser Versuch in folgender Weise erklärbar: Nach meiner Auffassung bleibt in diesem Versuche der Antheil des allgemeinen Bewegungscentrums noch stehen, welcher im Nackenmark gelegen ist. Es sind bekanntlich die Empfindungen des Hautorganes, ganz allgemein ausgedrückt, um die es sich dabei handelt. Wird nun der vordere Theil abgetragen, so erstarkt allmählich der restirende Theil unter dem Einflusse der von der Peripherie einwirkenden Hautreize auf diesen so weit, dass sich das Gleichgewicht der Innervation allmählich wieder herstellen kann.

Die Arbeit von A. Bethe aus dem Jahre 1897 anzuführen, welche in dem Hefte der Evertrebraten aus dort angegebenen Gründen nicht aufgeführt werden konnte, befriedigt zunächst mein literarisches Gewissen¹⁾. Da sie sich, etwa nach ähnlichen Gesichtspunkten, wie die oben besprochenen Arbeiten, bemüht, meine Theorien zu widerlegen, kann ich indess hier von einer Besprechung derselben absehen, um so mehr, als ich aus besonderen Gründen die Absicht habe, ihr später einen eigenen Artikel zu widmen.

Aus Alledem folgt, dass ich keine Veranlassung habe, meine Theorie zurückzuziehen.

Da, wie ich gesagt habe, Irrthümer und Missverständnisse die Veranlassung zur Bekämpfung meiner Ansicht gegeben haben, die vielleicht meine frühere Darstellung selbst verursacht hat, so will ich dieselbe hier kurz und klar wiederholen, um zugleich einen weiteren Beweis anzuschliessen, der sich aus Versuchen ableitet, die mittlerweile von ganz unbetheiligter Seite gemacht worden sind.

Ich nehme an, dass die Akranier, nach dem Typus des *Amphioxus*, aus lauter locomobilen Metameren zusammengesetzt sind, welche die Bewegung

¹⁾ A. Bethe, Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Arthropoden. Pflüger's Archiv, Bd. 68, 1897.

des Gesamttieres durch coordinirte Thätigkeit aller dieser Metameren erzeugen. Der nervöse Mechanismus einer jeden solchen Metamere ist der eines gewöhnlichen Reflexapparates; also Anregungen von der Haut, welche im Centrum in Bewegung umgesetzt werden, die aber, als Besonderes, volle Ortsbewegung erzeugen können. Bei dem Uebergange zu den Cranioten geben diese einzelnen Metameren ihre Function allmählich und mehr oder weniger nach vorn so ab, dass die vorderste resp. die vordersten Metameren erstarken und die hinteren beherrschen oder führen, womit nothwendig verbunden ist, dass der ganze Innervationsmechanismus an der vordersten Stelle für sämtliche Metameren nochmals zusammengefasst oder wiederholt wird¹⁾. So hat jeder Muskel eine doppelte Innervation, nämlich die primäre in seiner Metamere und eine secundäre im Vorderende. Das Letztere folgt aus der Thatsache, dass die Abtragung des Vorderendes den Muskel keiner unter allen diesen Metameren wirklich lähmt. Dass die vorderste Metamere die Führung übernimmt, geht aus der Thatsache hervor, dass nur die einseitige Verletzung der Vordermetamere Kreisbewegung giebt. Diese Vordermetamere enthält das, was ich das allgemeine Bewegungscentrum nenne. Dass solche phylogenetische Wanderung der Functionen von hinten nach vorn auch noch anderweitig vorkommen, lehren folgende Versuche. M. Pompilian berichtet²⁾, dass, wenn man einen Blutegel in mehrere Stücke schneidet, die einzelnen Fragmente spontane rhythmische Bewegungen machen. Er verbindet nun ein solches Stück, gewöhnlich das Hinterende, mit einem Schreibhebel, legt die Ganglienkeite bloss und reizt dieselbe mit Inductionsströmen, worauf je nach der Anzahl der Reizungen in der Zeiteinheit eine grössere oder geringere Beschleunigung der automatischen Bewegungen eintritt. Er fährt dann wörtlich so fort: „*Si l'on excite la chaîne ganglionnaire nerveuse au moment où une contraction spontanée est prête à atteindre son maximum, on provoque un relâchement plus ou moins rapide En résumé on voit que, excitant les centres nerveux automatiques, on peut exciter ou inhiber leur fonctionnement.*“ Worauf ich hier aufmerksam machen möchte, ist die Thatsache, dass neben dem Bewegungsapparat jede Metamere auch noch einen Hemmungsapparat besitzt. (Jene Versuche sind im Laboratorium des physiolog. Instituts der Pariser Universität gemacht worden.) Weiter hat

¹⁾ Dass diese Metameren auch noch andere Functionen, wie z. B. Hemmungswirkungen, haben können, ist natürlich nicht ausgeschlossen und soll auch hier nicht ausgeschlossen werden, aber die allererste und wichtigste Function bleibt die Locomotion, für welche zunächst einmal jene Feststellungen zu machen waren.

²⁾ M. Pompilian, Accélération et inhibitions des mouvements automatiques de la sangsue. Compt. rend. des séances de la société de biologie de Paris 1899, p. 574.

A. Caselli gefunden¹⁾, dass bei der Languste die Schwanzbewegungen, welche man bei Reizung einer Längscommissur zwischen zwei Abdominalganglien erhält, sofort ganz aufgehoben werden, wenn man zugleich das Oberschlundganglion elektrisch reizt. Reizung der Thorakalganglien übt diese hemmende Wirkung nicht aus.

Betrachtet man diese beiden Versuchsreihen unter dem von mir entwickelten Gesichtspunkte, dass vom Ringelwurm bis zu den Crustaceen eine continuirliche aufsteigende Entwicklungsreihe vorliegt, so sehen wir, wie die in jeder Metamere des Ringelwurmes vorhandene Hemmungsfunction phylogenetisch nach vorn wandert und schliesslich bei der höchsten Gruppe die hinteren Metameren völlig verlassen hat, um sich in dem Nerventheil festzusetzen, in den ich das allgemeine Bewegungscentrum verlegt habe, d. h. genau, was ich schon lange für die einfache Ortsbewegung angegeben habe, vollzieht sich hier in einer anderen centralen Function in der Hemmung, was auf den Leser, welcher dies an dem Vorgange der Locomotion nicht hat sehen können, offenbar viel sinnfälliger wirken mag!

Da ich nachgewiesen habe, dass jene Reihe der Evertelbraten eine völlige Analogie zu der Wirbelthierreihe darstellt, so gilt für diese auch, was dort gefunden worden ist, um so mehr, da die Kenntniss von Hemmungswirkungen von Seiten des Gehirns auf das Rückenmark uns längst geläufig ist.

Der Widerstand gegen meine Arbeiten geht wesentlich von dem Strassburger physiologischen Laboratorium aus, dessen Leiter Professor Goltz ist, den vielleicht nicht bald Jemand unter den Fachgenossen so gut zu verstehen mag, wie ich, da ich genau an derselben Stelle mit diesen Arbeiten eingesetzt habe, wo auch er begonnen hat. Beide waren wir überrascht von der auffallenden Selbständigkeit, welche gewisse Centren des Centralnervensystems der niederen Wirbelthiere aufweisen. Bald aber trennen sich unsere Wege auf das Deutlichste: Was ich will, habe ich im Laufe dieser Arbeiten wiederholt auseinander-gesetzt und jetzt zuletzt von Neuem vertheidigt; was Goltz eigentlich will, das ist wenig bekannt geworden, weil es nur so ganz nebenbei einmal geäußert worden ist und zwar am Schlusse der Arbeit von Schrader über das Froschlirn, wo es also heisst²⁾: „Die mitgetheilte Versuchsreihe lehrt, dass man das Centralnervensystem des Frosches theilen kann in eine Reihe von Abschnitten, welche einer selbständigen Function fähig sind. Sie nähert das morphologisch ge-

¹⁾ A. Caselli, Untersuchungen über die reflexhemmende Function des oberen Schlundganglions der Languste (*Palinurus vulgaris*). Pflüger's Archiv 1899, Bd. 74, S. 158.

²⁾ L. c. S. 90.

schlossene Centralorgan in seiner physiologischen Auffassung dem centralen Nervensystem jener niederen Thiere, bei denen die functionelle Selbständigkeit und Gleichwerthigkeit darin ihren morphologischen Ausdruck findet, dass die Nerven gesonderten Ganglienknoten entspringen, welche nur durch Commissuren verbunden sind. Sie spricht nicht für die Alleinherrschaft eines einheitlichen centralen Apparates, auch nicht für einen Bauplan mit einer Rangordnung verschiedenwerthiger Centren, sondern fordert auf, die Centralisation zu suchen in einer vielseitigen Verkoppelung relativ selbständiger Stationen.

Das Grosshirn ist hier ausser Betracht gelassen. Seine Bedeutung für den Gesamtplan haben wir bei unserem Versuchsthier weiter eingeschränkt, als es bisher geschehen. In der aufsteigenden Thierreihe gewinnt es aber morphologisch wie physiologisch beherrschenden Einfluss, dessen Art und Umfang Streitpunkt des Tages ist.“

Nach Goltz beruht also der Bauplan des Centralnervensystems, zunächst des Frosches, auf einer vielseitigen Verkoppelung relativ **selbständiger Stationen**. In der ganzen Betrachtung fehlt das Grosshirn, dem aber in der aufsteigenden Thierreihe ein beherrschender Einfluss zugestanden wird. Nun hat aber weiterhin Schrader selbst gefunden, dass das Grosshirn des Vogels fast so inhaltlos sei, wie jenes des Frosches, und für den grosshirnlosen Hund wartet Goltz noch auf den Tag, an dem derselbe spontan aus seiner Hand fressen wird. Soweit wäre der Bauplan für den Hund der gleiche, wie jener für den Frosch, d. h. in der ganzen aufsteigenden Thierreihe der nämliche der allgemeinen coordinatorischen Thätigkeit der einzelnen Centren ohne feststehende Führung.

Nach meiner Auffassung tritt mit dem Uebergange aus dem akranischen in den kraniotischen Zustand sogleich die Unterordnung des Rückenmarkes unter das Gehirn ein, dem die Führung zufällt, woraus einerseits folgt ein phylogenetischer Rückgang des Rückenmarkes, während andererseits die ganze weitere Entwicklung sich in den Vordertheil, das Gehirn, verlegt. Welche Rolle hierbei das Grosshirn übernimmt, ist zum Theil schon früher von mir angedeutet worden, wird aber ausführlich noch weiterhin dargelegt werden.

Was mich in meiner Auffassung dazu noch stets festgehalten und bestärkt hat, war die Beobachtung, dass ich, die Function studirend, wiederholt zu Resultaten gelangte, welche die vergleichende Anatomie schon früher aus dem Studium der Form erschlossen hatte; und das kann kein Zufall sein.

Viertes Capitel.

Ohr und Gleichgewicht.

Als ich im Jahre 1886, durch die besonderen Umstände veranlasst, an die sogenannte Bogengangsfrage herantrat, war das Interesse für dieselbe nicht sehr lebhaft und was ihren Inhalt anbetraf, so waren Gegner und Freunde derselben vielleicht etwa in gleicher Anzahl vorhanden. Nach der Veröffentlichung meiner Versuche am Haifischohr im Jahre 1888 (als Anhang zu meinen „Fischen“), da belebte sich das Interesse von Neuem; es sind im Laufe dieser Jahre eine ansehnliche Reihe von neuen Arbeiten erschienen, unter deren Einfluss wir allmählich so weit gekommen sein sollen, dass das Ohr, resp. der *N. anticus*, oder, um ganz neutral zu sein, der *N. octavus* der ausschliessliche Moderator des Gleichgewichtes der Thiere sein solle.

Obgleich alle diese Arbeiten von mir mit Aufmerksamkeit verfolgt worden sind, so halte ich es doch nicht für möglich, sie bis in alle die kleinen Details wiederzugeben, vielmehr will ich nur eine Anzahl von einfachen und durchsichtigen Thatsachen neben- und einander gegenüber stellen, aus denen ich für meine Person den Schluss ziehen will, dass ein extremer Standpunkt nach der einen wie nach der anderen Richtung unhaltbar ist, dass die Wahrheit wohl in der Mitte liegen dürfte.

Die Gruppierung dieser Thatsachen soll ohne Rücksicht auf ihre Zeitfolge geschehen und nur dem einen Gesichtspunkte dienen, aus ihnen irgend eine Ansicht herauslesen zu können. Dass ich dabei vollständig objectiv und ohne Voreingenommenheit verfahren will, brauche ich dem Leser wohl nicht weiter zu versichern.

Es handelt sich um folgende Thatsachen:

1. Bei Kranken, die während einer langen Krankheitsdauer keine Spur von Schwindel oder Zwangsbewegung zeigten, lehrte die Section wiederholt, dass die *Canales semicirculares* in verschiedenem Grade verändert oder ganz zerstört waren (siehe Gruber, Lehrbuch der Ohrenheilkunde, 2. Aufl., 1888).

2. Nach den Versuchen von R. Ewald an Tauben, die als die vollkommensten dieser Art zu betrachten sind, hinterlässt die einseitige Entfernung der Bogengänge keinerlei Störung in den Bewegungen dieser Thiere. Nach doppelseitiger Abtragung der Bogengänge erscheinen diese Tauben zunächst ebenfalls völlig normal, insofern als sie in normaler Stellung sitzen und keinerlei Asymmetrien in ihren Bewegungen zeigen, die auf Schwindelerscheinungen deuten können. Erst wenn gewisse complicirte Bewegungen von ihnen ausgeführt werden, treten plötzlich Gleichgewichtsstörungen auf, die sich bald wieder ausgleichen (R. Ewald, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des *Nervus octavus*, Wiesbaden 1892).
3. Ich habe gezeigt, dass man beim Haifische die Bogengänge zunächst einseitig so entfernen kann, dass die regelmässigen Schwimmbewegungen des Fisches keinerlei Störung aufweisen. Zu diesem Zwecke hat man jeden der drei häutigen Bogengänge einzeln zu durchschneiden und mit der Pincette zu entfernen. Man kann eine zweite Reihe von Versuchen so disponiren, dass man nach Entfernung der Bogengänge einer Seite genau das Gegentheil erhält, nämlich eine schwere Gleichgewichtsstörung, welche besteht in Rollbewegung nach der verletzten Seite. Dieses Resultat tritt dann auf, wenn man die drei Bogengänge ohne vorherige isolirte Durchschneidung auf einmal entfernt und dabei Kalkconcremente des Vorhofes zugleich heraushebt, oder wenn man Bestandtheile des Vorhofes mit der Pincette allein entfernt. Vor mir hatte auch Sewall in Boston an Haifischen die gleiche Erfahrung gemacht, nur war er nicht im Stande, die Bedingungen anzugeben, unter denen die eine oder die andere Reihe von Versuchen zu erzielen war.

Welche Deutung ich seiner Zeit diesen Thatsachen gegeben habe, kann vorläufig hier unerörtert bleiben, aber ich muss doch darauf Gewicht legen, dass ich zwei Reihen von Versuchen neben einander angegeben habe, von denen die eine Reihe zeigt, wie man die Störungen erzeugt, während die andere Reihe diese Störungen zu vermeiden lehrt. Meine Nachfolger hingegen, wie Loeb, Kreidl u. A., stellen die Sache immer so dar, wie wenn ich Störungen der Bewegung überhaupt nicht gesehen hätte. Sie selbst geben sich niemals die Mühe, diese Versuche zu wiederholen, und können nicht kräftig genug betonen, wie die Zerstörung der Bogengänge oder der Angriff auf das Vorhofsinnere

ausnahmslos zu Störungen führt: mit scharfem Löffel wird der Vorhof ausgekratzt u. s. w.; das sind Maassnahmen, vor denen ich eindringlich genug gewarnt habe.

Die durchaus sachgemässe Kritik meiner Versuche durch Breuer, welcher angesichts meiner negativen Versuche den Angriffspunkt seines statischen Sinnes aus den Bogengängen heraus in die Otolithen verlegte, hatte mich im August 1891 veranlasst, in Neapel neuerdings Versuche anzustellen, welche die Bedeutung der Otolithen für das Gleichgewicht darstellen sollten.

Ueber diese Versuche, deren ich bisher noch niemals Erwähnung gethan habe und die aus localtechnischen Gründen an *Torpedo ocellata* gemacht wurden, habe ich Folgendes zu berichten: Man eröffnet den Vorhof genau wie beim Haifisch; die elektrischen Entladungen störten mich nicht, da ich sie aus alter Bekanntschaft gut kenne. Hat man den Vorhof eröffnet, so sieht man in der Lymphe nicht weisse, sondern schwarze Concremente; eine besondere Eigenthümlichkeit der Torpedineen, deren Kalkkrystalle, wie die Untersuchung gezeigt hat, in eine schwarze Grundsubstanz eingebettet ist.

Da ich die Empfindlichkeit der Vorhofsgebilde aus meinen früheren Versuchen her kannte, so habe ich die Endolymphe sammt den Otolithen durch ganz kleine, aus Fliesspapier hergestellte Tüten capillar abgesaugt; ein Verfahren, das zwar langsam, aber allmählich zum Ziele führt. Nachträglich fand ich, dass Sewall dasselbe auf ganz ähnlichem Wege, nämlich mit kleinen Glascapillaren leistete.

Was das Resultat dieser Versuche anbetrifft, so gelingt es, die Otolithen so zu entfernen, dass die landläufigen Bewegungen des Thieres ungestört erscheinen; aber öfter misslingt der Versuch und es folgen dann Gleichgewichtsstörungen, vornehmlich als Rollbewegungen. Dabei wiederholt sich hier eine Erscheinung, die ich bei der Entfernung der Bogengänge der Haifische schon hervorgehoben habe, noch ausgeprägter, dass nämlich jedes Mal, wenn bei der Absaugung plötzlich Augenbewegungen und vornehmlich eine dorsal gerichtete Contraction des ganzen Schwanzes auftraten, auch stets Gleichgewichtstörungen folgten ¹⁾.

¹⁾ Breuer hält die Bewegungen der Augenlider, die ich bei den Haifischen beschrieben habe, für Bewegungen der Augäpfel. Das Vorkommen eines solchen Irrthumes könnte ich zugeben, da meine Stellung während der Operation seitlich hinter dem Kopfe des Thieres mir eine genaue Beobachtung dessen, was an den Augen vorgeht, nicht gestattet und ein Assistent nicht da ist. Ich sah nur, dass am Auge resp. in der Augengegend plötzliche Zuckungen auftraten, und deutete sie in jenem Sinne.

Es ist jedenfalls sehr schwierig, die Otolithen aus dem Vorhofe so zu entfernen, dass danach keine Störungen auftreten, und wenn solche fehlen (und gefehlt haben solche auch bei meinen früheren Versuchen an den Bogengängen), so sind es die normalen Bewegungen des einfachen Schwimmens, welche ich beobachtete, da ich diese Thiere besonderen Prüfungen, wie z. B. Rotationen u. dergl., nicht unterzogen habe.

4. Heranzuziehen sind die Versuche von Delage an den Evertibraten, die ich ausführlich in Heft III dieser Untersuchungen, nach vorangegangener experimenteller Wiederholung, dargestellt habe und auf die ich hier verweise.
5. Nach den Versuchen von v. Tarchanoff und R. Dubois, die oben S. 31 angeführt worden sind, vermag eine Ente, deren Kopf bis ins Halsmark hinein abgetragen worden ist, womit beide Ohren entfernt waren, unter geeigneten Bedingungen noch mehrere Meter weit vollständig correct, d. h. bei voller Behauptung des Gleichgewichtes zu gehen und danach noch auf dem Wasser ebenso äquilibriert zu schwimmen.
6. Schon Flourens wusste, dass man die Gehörschnecke allein zerstören könne, ohne Gleichgewichtsstörungen zu erzeugen; ein Versuch, der neuerdings von Matte wiederholt und bestätigt worden ist.
7. Nach Flechsig scheint es, dass der *N. vestibularis* des Menschen nicht in der Hörsphäre, sondern in der Körperfühlsphäre sein centrales Ende findet¹⁾.

Aus diesen Thatsachen sind die folgenden besonders hervorzuheben:

1. Sowohl nach den Versuchen von Ewald an der Taube, wie nach den meinigen am Haifisch ist die einseitige Abtragung der Bogengänge, wenn sie nach den gegebenen Vorschriften ausgeübt wird, von keinerlei Gleichgewichtsstörungen gefolgt.
2. Auch die doppelseitige Entfernung der Bogengänge ruft weder bei der Taube noch beim Haifisch Gleichgewichtsstörungen hervor, soweit man dabei einfache Ortsbewegungen in Betracht zieht. Erst wenn genauere Prüfungen der Beweglichkeit vorgenommen werden, treten sowohl bei den Tauben (Ewald), als bei den Haifischen (Kreidl) Gleichgewichtsstörungen ein, die wieder schwinden, wenn man sie den neuen Bedingungen

¹⁾ P. Flechsig, Die Localisation der geistigen Vorgänge etc. Leipzig 1896, S. 43.

entzieht. Diese Störungen sind als Ausfallserscheinungen zu betrachten, da sie dauernd bestehen bleiben (Ewald).

3. In völligem Widerspruch zu diesen beiden Thatsachen steht die dritte Thatsache, dass einseitige Abtragungen der Bogengänge, wenn sie nicht nach der bei 1. und 2. geübten Methode ausgeführt werden, zu furibunden Gleichgewichtsstörungen, wie Rollbewegungen u. a. führen, obgleich auch hier eine Verletzung des Centralnervensystems ausgeschlossen bleibt.

Diese drei Reihen von Thatsachen dürfen heute einem Widerspruche von keiner Seite mehr beugen; anders aber steht es um die theoretische Auffassung derselben.

Ich bin der Ansicht, dass ebenso wie bei den Evertibraten auch bei den Vertebraten die Ruhestellung des Körpers, sowie die einfacheren Bewegungen ausschliesslich vor sich gehen unter Leitung der Hautempfindungen (im weitesten Sinne, also mit Gelenk- und Muskelgefühlen), dass aber die rasche Ortsbewegung, sowie alle complicirteren Bewegungen, wie Drehen u. s. w., der weiteren Controlle durch das Ohr bedürfen und zwar so, dass die Function eines Ohres für beide Seiten ausreicht. Zum Theil ist es schon geschehen, zum Theil wird es noch weitere Aufgabe des Experimentes sein, diese beiden Gruppen von Bewegungen neben einander darzustellen. Demnach muss eine Bahn, die im *N. vestibularis* aufsteigt und das primäre Centrum des achten Hirnnerven durchsetzt, centralwärts weitergehen. Nichts steht im Wege, für die höchsten Wirbelthiere zu schliessen, dass es die Bahn ist, welche nach Flechsig in der Körperfühlsphäre endet.

Wenn endlich die einseitige Entfernung der Ohrbögen, wie unter 3. bemerkt, zu so schweren Gleichgewichtsstörungen Veranlassung giebt, so handelt es sich um eine Reizerscheinung, wobei es ganz begreiflich erscheint, dass die Reizung dieser Bahn sehr schwere Störungen erzeugt, während die reizlose Ausschaltung derselben Bahn scheinbar keine Störungen nach sich zieht, denn der Reiz muss, wenn er erst die Reizschwelle erreicht hat, fortwährend zu jenen Bewegungen führen, welche sonst nur unter ganz bestimmten Bedingungen erfolgen, die aber während vieler Stunden und Tage gar nicht aufzutreten brauchen. Dass aber thatsächlich mit der Entfernung der Bogengänge resp. Otolithen Reizungen einhergehen können, habe ich schon für die Haifische und noch deutlicher für die Torpedineen nachgewiesen. Ich komme damit zu einer Auffassung zurück, die ich in der Abtheilung „Fische“ im Jahre 1888 schon discutirt, aber verworfen habe, weil ich zu jener Zeit das schon geschilderte Missverhältniss zwischen dem Effecte der Reizung und dem reizloser Ausschaltung derselben Bahn nicht begreifen konnte. Hier haben mir erst die analogen Versuche an

den Evertibraten und deren Interpretation, wie ich sie seiner Zeit gegeben habe, den Weg zum Verständniss gebahnt ¹⁾).

Was die von Ewald aufgestellte Theorie anbetrifft, wonach von jedem Ohre auf die Muskeln beider Körperseiten ein Tonus ausgeübt wird, so kann ich dieselbe entbehren, um so mehr, da ich nicht sehe, wie mit derselben zu vereinen ist jene Gruppe von Bewegungen, die normal vor sich gehen bei den Tauben, welchen Ewald die Labyrinthhe auf beiden Seiten entfernt hat.

¹⁾ Meine Stellung zu der Rollbewegung, welche durch einseitige Verletzung des Nackenmarkes entsteht und von der ich selbst gezeigt habe, dass sie am reinsten und am stärksten dann zu erhalten ist, wenn man die Eintrittsstelle des *N. acusticus* verletzt, ergibt sich nunmehr aus den bisherigen Darlegungen.

Fünftes Capitel.

Phylogenetische Betrachtungen und Schluss.

Nachdem sich aus dem Akranier ein Kraniot und mit diesem das Gehirn entwickelt hat, setzt sich die Wanderung der Functionen nach dem Vorderende in der Wirbelthierreihe ohne Unterbrechung so lange fort, bis alle seine Functionen jenes Vorderende, das Grosshirn, erreicht haben, wo wir sie bei den höchsten Wirbelthieren zwar vereint, aber doch räumlich von einander getrennt, wiederfinden.

Diese Functionen sind nach den übereinstimmenden Beobachtungen fast aller Autoren die fünf Sinnesempfindungen, welche in bestimmt localisirten Feldern, der Rinde des Grosshirns, auftreten und Sinnessphären genannt werden¹⁾ (von der centralen Sprachsphäre des Menschen wollen wir der Vereinfachung wegen zunächst absehen). Das sind bekanntlich die Seh-, Hör-, Riech-, Schmeck- und Fühlsphäre. Die gleichen Sinnesfunctionen haben wir auch schon im Gehirn des niedersten Wirbelthieres, beim Haifisch, getroffen, denn die Fühlsphäre dürfte nichts Anderes sein, als das allgemeine Bewegungscentrum, das nach meiner Feststellung das Centrum ist, in dem alle Empfindungsqualitäten der Haut zusammenfliessen, um eventuell in Bewegung umgesetzt zu werden.

Die ganze Entwicklung der Wirbelthiere, soweit das Centralnervensystem in Betracht kommt, beruht demnach auf dieser Wanderung der Sinnesfunctionen nach vorn, womit eine zunehmende functionelle (und auch morphologische) Verstärkung des Vorderendes Hand in Hand geht auf Kosten der rückwärts gelegenen Theile, welche an centraler Function immer mehr verarmen.

Die Höhe dieser Entwicklung zeigt das Grosshirn des Menschen.

Hierbei stellen sich uns sofort zwei Fragen zur Beantwortung, nämlich:

1. Haben die Sinnesfunction auf ihrer Wanderung nach dem Gross-

¹⁾ Vergl. H. Munk, Ueber die Functionen der Grosshirnrinde etc. Zweite Auflage. Berlin 1890. P. Flechsig, Gehirn und Seele. Leipzig 1896.

hirn eine Veränderung ihres Charakters erfahren und, im Bejahungsfalle, worin besteht dieselbe?

2. Wie muss die Hirnrinde beschaffen sein, damit auf derselben so heterogene Elemente, wie es die fünf Sinnesfunctionen sind, vereinigt werden können?

Bevor wir die Beantwortung dieser beiden Fragen unternehmen, wollen wir den Zustand näher betrachten, in dem sich die Sinnescentren und das Grosshirn in der aufsteigenden Thierreihe befinden, wobei ich nur daran erinnern will, dass die Sinnescentren oder, allgemein gesagt, die Sinnesapparate die Aufgabe haben, uns die Kenntniss derjenigen Aussendinge zu vermitteln, welche durch adäquate Reize auf jene einwirken, während die Leistung des Grosshirns noch bis in die neuere Zeit hinein auf Grund der Flourens'schen Versuche im Wesentlichen bestehen soll in der Initiative, in der willkürlichen Thätigkeit, innerhalb deren ich einen Willküract besonders herausheben möchte, weil er trotz der fortgeschrittenen Versuche der neuen Zeit selbst dem Grosshirne des Vogels noch verblieben ist, nämlich die willkürliche Nahrungsaufnahme.

Beginnen wir mit den Knochenfischen, so wissen wir jetzt, dass die Abtragung des Grosshirns in dem Leben des Individuums nichts geändert hat, dass insbesondere die willkürliche Nahrungsaufnahme nicht aufhört, so wenig wie eine Reihe anderer Leistungen, die wir sonst dem Grosshirne zuzuschreiben pflegen und die ich ausführlich seiner Zeit geschildert habe (vergl. Fische). Ist so, auch ohne Grosshirn, für die Erhaltung des Individuums gesorgt, so möchte ich glauben, dass auch die Art durch Fortpflanzung erhalten werden kann. Leider sind Versuche, die ich zu diesem Zwecke schon vor einiger Zeit begonnen habe, zunächst an technischen Schwierigkeiten gescheitert.

Das Grosshirn des Knochenfisches ist also eine inhaltlose Masse, welche selbst mit dem übrigen Centralnervensystem keinen Zusammenhang aufweist, da elektrische Reizung desselben keinerlei Erscheinung, wenigstens von Seiten der Bewegungsorgane, zu Tage fördert.

Die Grosshirnfunctionen hat bei den Knochenfischen übernommen der Sehapparat resp. das im Mittelhirn gelegene Sehcentrum.

Anders ist das Verhältniss bei dem Haifisch (*Scyllium catulus* und *canicula*), bei dem die spontane Nahrungsaufnahme unterbrochen wird nach Entfernung des Grosshirns, aber ebenso auch schon nach Durchschneidung der beiden Riechkoben (vergl. Fische). Das Riechcentrum übernimmt die Functionen des Grosshirns. Ob irgend welch' nachweisbarer Zusammenhang dieses Vorderhirnes mit dem übrigen Centralnervensystem besteht, vermag ich nicht zu sagen, da ich seiner Zeit

keine Veranlassung hatte, eine Reizung derselben vorzunehmen. Dieser Versuch wäre noch anzustellen.

Für die Amphibien, speciell für den Frosch, hatte zuletzt Goltz angegeben, dass bei demselben nach Verlust des Grosshirns eine spontane Nahrungsaufnahme nicht stattfindet. Ich selbst habe mich mit dieser Frage gar nicht besonders beschäftigt, war aber doch dem Beispiele von Goltz darin gefolgt, dass dieser Frosch keine spontanen Bewegungen mehr macht. In der oben schon angeführten Arbeit hat dagegen Schrader gefunden, dass ein Frosch ohne Grosshirn nicht allein wieder willkürliche Bewegungen macht, sondern spontan Fliegen fängt und sich auch sonst vollkommen benimmt, wie ein normaler Frosch. Man stellt diesen Versuch gern in Parallele zu meinem ein Jahr vorher veröffentlichten Versuche am Knochenfisch (vergl. Ueber das Grosshirn der Knochenfische. Berichte der Berliner Akademie der Wissenschaften 1886. I., S. 5, und „Fische“, S. 15 bis 22), indess mit Unrecht, denn der Fisch ohne Grosshirn fängt schon eine Stunde nach der Operation die hingeworfenen Regenwürmer, während bei dem Frosche bis dahin sehr viel längere Zeit zu vergehen scheint. Leider ist auch hier von Schrader die Zeit nicht genau angegeben, aber es heisst doch „unsere, wie oben angegeben, operirten Frösche fingen, als sie aus dem Winterschlaf erwachten, oder im Sommer Monate nach vollendeter Verheilung, sämmtliche in einer geräumigen Glasglocke umsummenden Fliegen“. Das soll doch wohl heissen, dass erst Monate nach der Operation vergingen, bis diese Frösche ihre Fliegen fingen, während meine Frösche höchstens bis vier Wochen beobachtet wurden. Dass in dem Versuche von Schrader eine Restitution von Grosshirnsubstanz stattfindet, ist ausgeschlossen; ebenso wenig glaube ich aber, dass es die Eliminirung der mittelbaren Schädlichkeiten ist, welche mit der Operation selbst einhergehen. Dagegen spricht der analoge Versuch beim Knochenfisch, der nach meiner Ansicht viel empfindlicher ist, als der Frosch, und ferner die Thatsache, dass doch viele der grosshirnlosen Frösche schon einige Stunden nach der Operation den Balancirversuch, der eine nicht minder bedeutende Leistung ist, sehr correct ausführen. Ich glaube, dass die Erklärung an ganz anderer Stelle zu suchen ist. Man erinnere sich, dass nach meinen eigenen Versuchen, die in diesem Punkte theilweise nur eine Bestätigung von Versuchen sind, die bis Desmoulins und Magendie (1825) hinaufreichen, ein Frosch ohne Grosshirn noch sehr erheblicher Leistungen fähig war, die man früher ebenfalls nur dem Grosshirn zuschrieb. Ich möchte hierbei besonders an die Thatsache erinnern, wie ein solcher Frosch nicht allein Hindernissen aus dem Wege geht, wenn man ihn reizt, sondern dass er über dieselben hinwegspringt;

dass er dies aber unterlässt, wenn diese Hindernisse zu hoch sind und dass er dann trotz aller Reizung einfach umkehrt; d. h. ein solcher Frosch leistet mit einem Mittelhirn wohl Alles, was ein normaler Frosch leistet, bis auf die spontane Nahrungsaufnahme (von der Willkürbewegung können wir absehen, da sie dort implicite gegeben ist). Wenn man sich weiter vergegenwärtigt, dass das phylogenetisch ältere Mittelhirn des Knochenfisches genau das leistet, was wir sonst dem Grosshirn zuschreiben, so bin ich der Ansicht, dass das von Haus aus schon vorbereitete Mittelhirn des Frosches nach Wegfall des Grosshirns in mehrmonatlicher Uebung auch jene letzte Function zu leisten gelernt hat¹⁾.

Wie dem auch sei, so würde doch nach den Versuchen von Schrader das Grosshirn des Frosches eine Form ohne Inhalt sein, sich von jenem des Knochenfisches gar nicht unterscheiden. Abgesehen von meiner eben gemachten Ausführung zu dem Gegenstande, der allein geeignet ist, einen Unterschied zwischen dem Grosshirn des Knochenfisches und dem des Frosches festzulegen, reden folgende Thatsachen in gleichem Sinne. Zunächst hat Langendorff schon vor Jahren beobachtet, dass Reizung der Grosshirnrinde des Frosches gewisse Bewegungen in den Extremitäten verursacht²⁾. In neuer Zeit hat M. Lapinsky unter Ewald's Leitung gefunden³⁾, dass man bei *Rana temporaria* völlige Krampfanfälle (Epilepsie) auslösen könne, wenn man die Grosshirnrinde mit 20 bis 25 mg gepulverten Kreatins bestreut.

Es folgt aus diesen beiden Beobachtungen, dass entgegen der Schrader'schen und im Einklang mit meiner Auffassung das Grosshirn des Frosches nicht inhaltlos ist, wie das des Knochenfisches, sondern dass von demselben auf die dahinter liegenden Theile ein bestimmter Einfluss ausgeübt wird oder wenigstens ausgeübt werden kann.

Bei den Reptilien gestaltet sich das Verhältniss ähnlich, wie für die Amphibien resp. den Frosch. Am interessantesten tritt uns die

¹⁾ Ich kann nicht umhin, auf einen merkwürdigen Irrthum von Schrader aufmerksam zu machen, wenn er angiebt, man hätte bisher als eine allgemein gesicherte Thatsache angenommen, dass ein Frosch ohne Grosshirn zu Wasser und zu Lande bewegungslos bleiben soll, wenn man ihn nicht reizt. Dagegen hatte ich ausdrücklich darauf hingewiesen, dass ein grosshirnloser Frosch, ins Wasser gebracht, ausnahmslos spontan zu Schwimmbewegungen übergeht, und den Unterschied im Verhalten des Frosches auf dem Lande und im Wasser weitläufig discutirt. Aber auch meine Vorgänger Vulpian, Cayrade und Onimus beschreiben, wie ich ebenfalls angeführt habe, schon diese Thatsache.

²⁾ Langendorff, Ueber die elektrische Erregbarkeit der Grosshirnhemisphäre des Frosches. Centralblatt f. d. med. Wissenschaften 1876.

³⁾ M. Lapinsky, Ueber Epilepsie beim Frosche. Pflüger's Archiv 1899. Bd. 74.

Thatsache gegenüber, wie die Eidechse, welche in unversehrtem Zustande stets eiligst die Flucht ergreift, schon wenn wir auf sie zugehen, nach Abtragung des Grosshirns dagegen ruhig sitzen bleibt. Dieser Versuch, der oben (S. 5) näher geschildert worden ist, bekommt noch ein besonderes Interesse dadurch, dass die einseitige Abtragung des Grosshirns die ganze Erscheinung auch nur einseitig auftreten lässt. Beim Frosch ist Solches nur beobachtet worden, wenn er schon auf der Flucht begriffen war; in diesem Falle floh er so behend, wie in unversehrtem Zustande, aber wenn er ruhig da sass, konnte man ihm drohend entgegen gehen, ohne dass er seine Ruhe aufgab. Vielleicht liegt das nur an der individuell grösseren Lebhaftigkeit der Eidechse, aber der Unterschied ist jedenfalls vorhanden. Wie der Frosch vermag die Eidechse ohne Grosshirn noch zu sehen, da sie Hindernissen aus dem Wege geht. Die Nahrung spontan zu nehmen, vermag meine grosshirnlose Eidechse ebenfalls nicht.

Im Ganzen möchte ich den Unterschied zwischen dem Frosche und der Eidechse ohne Grosshirn dahin präcisiren, dass bei jenem noch eine weitgehendere Verwerthung der bei beiden vorhandenen Gesichtseindrücke stattfindet, als bei dieser; dass demnach mit dem Wegfall des Gehirns mehr an psychischem Element verloren geht bei der Eidechse, als beim Frosch.

Sollte, wie es beim Frosche geschehen ist, eines Tages im Strassburger physiologischen Laboratorium gefunden werden, dass eine Eidechse ohne Grosshirn spontan ihre Nahrung findet, so wird voraussichtlich in demselben Laboratorium auch wieder eine Methode entdeckt werden, um durch Reizung der Grosshirnrinde auf das übrige Gehirn zu wirken, wie beim Frosch, so dass das Grosshirn der Eidechse resp. des Reptils keineswegs inhaltlos bleiben würde.

Eine andere Erscheinung tritt hier ganz neu auf: Während die Abtragung der Decke des Mittelhirns, des sogenannten *Tectum opticum*, bei Fisch und Frosch zu vollkommener Erblindung führt, tritt bei der Eidechse nach derselben Operation nur der gleiche Zustand von Seelenblindheit auf, wie wir ihn nach der Grosshirnabtragung gesehen haben, d. h. die Eidechse weicht Hindernissen noch aus, erkennt die Objecte als solche aber nicht mehr. Es sind hier die centralen Elemente des Sehens nicht mehr auf die Mittelhirndecke beschränkt, sondern müssen noch auf eine andere Localität des Gehirns übergegangen sein, die wohl keine andere als der *Thalamus opticus* sein kann. Dieses Ereigniss ist um so bemerkenswerther, als Fisch, namentlich Knochenfisch, und Frosch ebenfalls einen *Thalamus opticus* besitzen, die mit dem Sehen aber noch nichts zu thun haben.

Auf der anderen Seite beleuchtet diese Thatsache die merkwürdige

Erscheinung, dass der *Lobus opticus* der höheren Wirbelthiere für den Sehaect nur eine geringe Bedeutung hat, während die wesentlichen primären Opticuscentren im *Corp. geniculat. ext.* und dem Pulvinar zu suchen sind. Der *Lobus opticus* erscheint, wie v. Monakow meint¹⁾, und wofür hier die Unterlage geliefert ist, als die phylogenetisch ältere Wurzel des Opticus, während die andere, nunmehr weit wichtigere Wurzel phylogenetisch neu ist.

Die Taube ohne Grosshirn vermag, wie zunächst Flourens festgestellt hat und wie durch vielfache Wiederholung jener Versuche bestätigt worden ist, spontan ihre Nahrung nicht zu finden. Dagegen soll sie nach Schrader sehend sein²⁾, allen Hindernissen prompt ausweichen und von der Hand auffliegend mit richtiger Beurtheilung der Distanz einen Gegenstand erreichen, um sich auf demselben niederzulassen. Um ein Erlernen des Sehens soll es sich dabei nicht handeln können, da einige Thiere sofort nach der Operation die Hindernisse im Zimmer vermieden. Dem widerspricht H. Munk, dessen Tauben ohne Grosshirn vollkommen blind sind.

Diese Frage nach dem Sehen habe ich versucht auf einem anderen Wege zu lösen³⁾: Wir wissen, dass die Sehcentren aller Wirbelthiere, wenn man sie reizt, doppelseitige Augenbewegungen hervorrufen, insbesondere erhält man durch Reizung der Sehsphäre des Affen und des Hundes associirte Augenbewegungen nach der der Reizung gegenüberliegenden Seite, sowie lebhaftes Pupillenbewegungen. Ich argumentirte nun, dass, wenn die Grosshirnrinde der Taube auf elektrische Reizung gleiche oder ähnliche Bewegungsphänomene zeigt, diese Rinde auch in einem ganz bestimmten Verhältnisse zu dem Sehaecte stehen müsse. In der That liess sich nachweisen, dass ein ausgedehnter Bezirk der Grosshirnrinde der Taube die elektrische Reizung mit Pupillenbewegungen, associirten Augenbewegungen und einer zugehörigen Kopfbewegung beantwortet, womit erwiesen ist, dass das Grosshirn der Taube zu dem Sehapparate in einer ganz bestimmten Beziehung steht und nicht von demselben unabhängig ist, wie aus dem Schrader'schen Versuche geschlossen werden sollte.

Demgegenüber behauptet A. Bickel⁴⁾, dass Frosch-, Eidechsen- und Taubengrosshirn sich elektrischen und chemischen Reizen gegenüber absolut unerregbar verhalten. Man vergleiche damit nur, was oben Lapinsky über die Reizung des Froschgrosshirns sagt und was

¹⁾ C. v. Monakow, Gehirnpathologie. Wien 1897, S. 191.

²⁾ M. Schrader, Zur Physiologie des Vogelgehirns. Pflüger's Archiv 1888, Bd. 44.

³⁾ J. Steiner, Sinnessphären und Bewegungen. Pflüger's Archiv 1891, Bd. 50.

⁴⁾ A. Bickel, Vergl. Physiologie des Grosshirns. Pflüger's Archiv 1898, Bd. 72.

hier nicht wiederholt zu werden braucht, da die Arbeit von Lapinsky später erschienen ist, als jene von Bickel. Mit Bezug auf mich sagt Bickel Folgendes: „Soviel ich mich erinnere, hat auch Steiner nach elektrischer Reizung der Hemisphären bei der Taube mitunter Bewegungen der Augäpfel constatiren können.“ Nun, ich habe nicht mitunter Bewegungen der Augäpfel gesehen, sondern ausnahmslos; Herr Bickel kann meine Arbeit gar nicht gelesen haben, so dass ich unter diesen Umständen auf jede weitere Kritik seiner Arbeiten ausdrücklich verzichte.

Was meine Versuche an der Taube selbst aber anbetrifft, so habe ich dieselben an verschiedenen wissenschaftlichen Stellen (z. B. Rheinisch-westfälische Gesellschaft in Bonn) vorgeführt und gezeigt, dass es keinen einfacheren und sichereren Versuch geben kann, als jenen an der Taube.

Die Kenntniss von der Bedeutung der Grosshirnrinde der Säugethiere ist heutzutage so vollkommen Gemeingut unserer wissenschaftlichen Kreise geworden, dass ich auf Schilderung derselben verzichten darf. Nur auf die eine Thatsache möchte ich noch besonders hinweisen, auf die auch Cl. Bernard schon unsere Aufmerksamkeit gelenkt hat, dass beim Uebergange von den höheren Säugethieren zum Affen und dem Menschen noch eine weitere Veränderung auftritt, die darin besteht, dass die halbseitigen Destructionen des menschlichen Gehirnes zu einer Lähmung der Gegenseite führen, die unter dem Namen der Hemiplegie allgemein bekannt ist, während bei den Thieren eine solche Hemiplegie überhaupt nicht vorkommt.

Aus den Mittheilungen geht hervor, wie das Grosshirn von Classe zu Classe immer mehr an dem Leben des Nervensystems theilnimmt, dass also, wie auch zu erwarten stand, der Uebergang oder die Wanderung der Functionen nach dem Grosshirn nicht sprungweise, sondern durchaus continuirlich stattgefunden hat.

Kehren wir nunmehr zur Beantwortung der oben gestellten zwei Fragen zurück und beginnen mit der zweiten, welche beantworten sollte, welche allgemeine Eigenschaft die Grosshirnrinde der höheren Wirbelthiere haben müsste, wenn so heterogene Qualitäten, wie die Sinnessphären, auf derselben neben einander Platz finden können, so bemerke ich, dass, entsprechend der Methode der vergleichenden Anatomie, es sich um eine Eigenschaft handeln muss, die alle die einzelnen Sinnessphären selbst besitzen. Die Eigenschaft aber, welche den verschiedenen Sinnesfunctionen gemeinsam ist, dürfte nichts Anderes als das Gedächtniss sein und die Grosshirnrinde wäre in erster Linie eine Gedächtnisstafel, auf welcher sich die Sinnesfunctionen allmählich festgesetzt haben. (Die Ganglienzelle besitzt Gedächtniss, das Rückenmark ebenso, wie ich durch den Versuch gezeigt habe, und

das Gehirn besitzt es in erhöhter Potenz.) Hierbei ist wohl auch die Thatsache zu verwerthen, dass in einer chronischen Allgemeinerkrankung des Gehirns, der progressiven Paralyse, die frühesten Zeichen der Krankheit gerade als kleine Gedächtnissdefecte auftreten.

Was die zweite Frage anbetrifft, ob die Sinnescentren auf ihrer Wanderung nach dem Grosshirn eine Umwandlung ihres Charakters erfahren haben, so haben wir zu diesem Zwecke zu vergleichen die Leistungen der Sinnescentren zunächst der Fische mit jenen der Grosshirnrinde der höheren Wirbelthiere, z. B. des Hundes.

Wählen wir die am besten studirte Sinnessphäre, die Sehsphäre, und vergleichen damit das Sehcentrum des Knochenfisches, so leistet dasselbe, was wir sonst von einem Grosshirn erwarten. Dasselbe können wir von dem Sehcentrum des Frosches und ebenso von dem Riechcentrum des Haifisches sagen. Daraus folgt, dass in jenen Fällen das Sinnescentrum und das Grosshirn von einander nicht zu unterscheiden sind und eines für das andere gesetzt werden kann. Die Sehsphäre des Hundes functionirt ihrerseits auch wieder wie ein Grosshirn, sodass sich das eben erläuterte Verhältniss für den Hund wiederholt. Daraus aber folgt (unter Ausdehnung auf die übrigen Sinnesfunctionen), dass die Sinnesfunctionen, soweit wir sie heute verstehen, auf ihrer Wanderung zum Grosshirn keinerlei Veränderung erfahren. Man kann dann sagen, dass die Grosshirnrinde besetzt ist von fünf Sinnessphären oder auch von fünf primitiven Grosshirnen, welche von aussen her adäquat erregt werden, und der Fortschritt, der in der Entwicklung des Grosshirnes bis zum Hund und zum Menschen erreicht wird, drückt sich darin aus, dass diese fünf Organe auf der gemeinsamen und homogenen Gedächtnisstafel placirt sind — im Gegensatz zu ihrer bisherigen Vertheilung über verschiedene und ungleichartige Hirntheile.

Bei der weiteren Frage, ob damit der Inhalt der Grosshirnrinde erschöpft ist oder erschöpft sein kann, fällt unser Blick auf die grossen, zwischen den Sinnessphären liegenden Gebiete, deren Wesen uns zwar vorläufig fremd ist, aber doch sehr wesentlich zur Ergänzung unserer Erkenntniss nothwendig sein dürfte. Diese Gebiete sind von Flechsig mit seinen Associationscentren bevölkert worden, die im Allgemeinen eine sympathische Aufnahme gefunden hatten. Sie stehen im Wesentlichen auf dem von Flechsig behaupteten Verhalten des Stabkranzes, dessen Fasern in Masse zu den Sinnessphären aufsteigen, während solche in die zwischenliegenden Areale, die Associationscentren, nicht eintreten, denselben also fehlen. Jenen Centren fiel die Aufgabe zu, eine indirecte Verknüpfung der Sinnessphären herzustellen

und auf diesem Wege neue Einheiten zu schaffen, aus denen die höheren geistigen Fähigkeiten hervorgehen.

Neuerdings hat sich, besonders von Seiten von Monakow's und Wernicke's ein lebhafter Widerspruch gegen diese Associationscentren erhoben, während Flechsig ihre Zahl von ursprünglich drei auf vierzig vermehrt hat. Die Zukunft wird lehren, was richtig ist.

Ich bin am Schlusse. Sollte der eine oder der andere meiner Leser finden, dass ich viel Raum für theoretische Erörterungen gebraucht habe, so möchte ich zu meiner Rechtfertigung folgende Worte von Helmholtz anführen¹⁾: „Dennoch musste am Ende der Versuch gemacht werden, Ordnung und Zusammenhang in dieses Gebiet hinein zu bringen Ich habe dies gethan in der Uebersetzung, dass Ordnung und Zusammenhang, selbst wenn sie auf ein unhaltbares Princip gegründet sein sollten, besser sind als Widersprüche und Zusammenhanglosigkeit.“

¹⁾ H. Helmholtz, Handbuch der physiolog. Optik. Leipzig 1867. Vorrede S. VI.

